ДЛЯ ШКОЛЬНИКОВ  И АБИТУРИЕНТОВ

Н.В. Чебышев, Г.С. Гузикова, Ю.Б. Лазарева, С.Н. Ларина

БИОЛОГИЯ

НОВЕЙШИЙ СПРАВОЧНИК

Под общей редакцией академика Н.В. Чебышева

Москва
«МАХАОН»
2007

УДК 57
ББК 28
Ч-34

Чебышев Н.В., Гузикова Г.С., Лазарева Ю.Б., Ларина С.Н.

Ч-34 Биология. Новейший справочник. — М.: Махаон, 2007. — 512., ил. — (Для школьников и абитуриентов).

ISBN 5-18-001064-0
(978-5-18-001064-3)

Этот современный, полный, универсальный справочник содержит все разделы биологии: общая биология, генетика, ботаника, зоология, анатомия. Быстро найти, систематизировать и запомнить большой объем информации помогут многочисленные рисунки, таблицы, схемы, четкая структура и удобный поиск. Благодаря тестовым заданиям и новой, интерактивной форме подачи материала, эта книга может обеспечить самоподготовку к экзаменам (ЕГЭ, вступительные в вузы) при самых высоких требованиях к абитуриенту.

Адресован широкому кругу читателей: учащимся старших классов школ, гимназий, лицеев с углубленным изучением биологии, абитуриентам, студентам средних и высших учебных заведений, преподавателям.

УДК 57
ББК 28

ISBN 5-18-001064-0
(978-5-18-001064-3)

Содержание

Предисловие

Биология — наука о жизни, а живая природа всегда привлекала особое внимание человека. Последние несколько десятилетий отмечены бурным развитием этой отрасли естествознания, а новые открытия, сделанные учеными разных стран, приобретают для человечества огромное значение, находят практическое воплощение в области медицины, сельского хозяйства, современной науки в целом.

Материалы данной книги подготовлены с учетом новейших воззрений в области биологических наук, изложены в краткой, лаконичной форме, что позволяет читателю без лишних затрат времени разобраться в базовых проблемах современной биологии. В работе над текстом авторы использовали многолетний опыт преподавания этого предмета в различных учебных заведениях.

В справочник вошли все разделы биологии: общая биология, генетика, ботаника, зоология, анатомия.

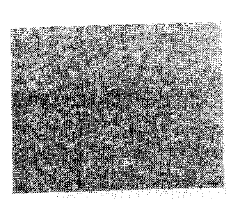
Теоретический материал сопровождается разнообразными примерами и пояснениями. Многочисленные рисунки, таблицы, схемы, помогают читателю систематизировать знания, добираться до самой сути вопросов, «слой за слоем» обнажая рассматриваемые биологические структуры и закономерности, физиологические процессы и явления в живой природе. Такой метод подачи материала, когда параллельно тексту следует наглядный материал, способствует лучшему освоению предмета.

Быстро найти нужные сведения и запомнить большой объем информации помогут четкая структура и удобный поиск материала.

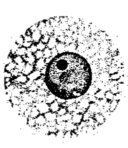
В настоящее время формой проведения выпускных и вступительных экзаменов по биологии является тестирование. В связи с этим в книгу включены тестовые задания, которые помогут читателям проверить свои знания. Не следует выполнять все задания сразу. Лучше отвечать на вопросы выборочно, до тех пор, пока не появится уверенность, что материал уже достаточно усвоен.

Благодаря новой, интерактивной форме подачи материала эта книга может обеспечить самоподготовку к экзаменам (ЕГЭ, вступительные в вузы) при самых высоких требованиях к абитуриенту, поскольку охватывает все разделы биологии, входящие в программу экзаменов.

Справочник необходим учащимся старших классов школ, гимназий, лицеев с углубленным изучением этого предмета, абитуриентам, студентам средних и высших учебных заведений, преподавателям. Станет он прекрасным подспорьем и для широкого круга специалистов, интересующихся проблемами биологии.



ВВЕДЕНИЕ



Термин *«биология»* (от греч. *bios* — жизнь, *logos* — наука) был впервые предложен в 1802 г. французским естествоиспытателем Жаном Батистом Ламарком и немецким натуралистом Готфридом Рейнхольдом Тревиранусом (независимо друг от друга) для обозначения науки о жизни.

Современная биология представляет собой комплекс естественных наук, изучающих живую природу, и тесно связана, среди прочих дисциплин, с химией, физикой, математикой. На стыке наук получили развитие биохимия, биофизика, физиология. Биология является теоретической базой медицинской генетики, микробиологии, иммунологии, паразитологии, непосредственно связанных с медициной.

Все науки подчинены общим законам и закономерностям развития живой природы, которые изучает общая биология.

Задачами биологии являются изучение общих закономерностей развития живой природы, раскрытие сущности жизни, систематизация живых существ.

Каждая из биологических дисциплин изучает жизнь на определенном уровне ее организации.

Уровни организации живой материи

1. *Молекулярный.* Любой организм состоит из биологических макромолекул: нуклеиновых кислот, белков и других органических веществ. На этом уровне начинаются процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др.
2. *Клеточный.* Клетка — это элементарная структурная и функциональная единица развития всех живых организмов, обитающих на Земле. На клеточном уровне происходит превращение веществ, энергии и передача информации.

3. *Организменный.* Элементарной единицей этого уровня служит особь, которая рассматривается в развитии — от момента зарождения до прекращения существования, — как живая система. Возникают ткани, органы, системы органов, предназначенные для выполнения различных функций.
4. *Популяционно-видовой.* Совокупность организмов одного и того же вида, объединенных общим местом обитания (популяция), — надорганизменная система, в которой осуществляются элементарные эволюционные преобразования.
5. *Биогеоценотический.* Биогеоценоз — совокупность организмов разных видов и различной организации с факторами среды их обитания.
6. *Биосферный.* Биосфера — совокупность всех биогеоценозов, самая крупная экосистема Земли, охватывающая все явления жизни на нашей планете. На этом уровне происходит круговорот веществ и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов, обитающих на Земле.

Всем уровням организации живой природы присущи черты, отличающие ее от неживой материи.

Основные свойства живых организмов

Выделяют ряд основных свойств, присущих живым организмам.

1. *Единство химического состава.* В состав живых организмов входят те же химические элементы, что и в объекты неживой природы. Однако соотношение элементов в живом и неживом неодинаково. В живых организмах около 98 % химического состава приходится на четыре элемента: углерод, кислород, азот и водород.

2. *Обмен веществ и энергии.* Все живые организмы на Земле — открытые системы, через которые проходят потоки веществ и энергии. Организмы поглощают из окружающей среды элементы, необходимые для питания, и выделяют продукты жизнедеятельности. Обмен веществ обеспечивает постоянство химического состава и строения всех частей организма.

3. *Самовоспроизведение* (репродукция, размножение). Существование любого организма ограничено во времени. Преемственность жизни связана с самовоспроизведением, благодаря которому вид не исчезает и продолжает существовать. В основе этого процесса лежит образование новых молекул и структур, которое обусловлено информацией, заложенной в последовательности нуклеотидов ДНК.

4. *Наследственность* — свойство организмов передавать свои признаки и особенности развития из поколения в поколение. Она обусловлена стабильностью, то есть постоянством строения молекул ДНК.

5. *Изменчивость* — свойство живых организмов приобретать новые признаки в процессе индивидуального развития, в зависимости от условий среды. Изменчивость создает разнообразный материал для отбора на-

иболее приспособленных особей к конкретным условиям существования, что приводит к появлению новых форм жизни, новых видов организмов.

6. *Рост и развитие.* Рост живых организмов сопровождается их развитием, которое обусловлено генетической программой, заложенной в ДНК. Развитие живой формы материи представлено индивидуальным и историческим развитием. На протяжении индивидуального развития (онтогенеза) проявляются все свойства организмов. Историческое развитие (филогенез) сопровождается образованием новых видов и прогрессивным усложнением жизни. Результатом онтогенеза и филогенеза является все многообразие организмов на Земле.

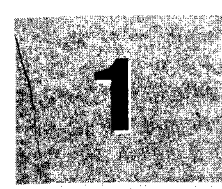
7. *Раздражимость* — свойство живого реагировать на внешние или внутренние воздействия — раздражители. Это свойство лежит в основе приспособления организмов к изменяющимся условиям среды.

8. *Дискретность* (от лат. *discretus* — разделенный, прерывистый) — всеобщее свойство материи. Любая биологическая система (организм, вид, биогеоценоз) состоит из отдельных, но взаимодействующих частей.

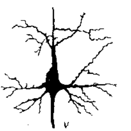
9. *Саморегуляция* — способность живых организмов поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность течения физиологических процессов (гомеостаза).

Таким образом, живые организмы кардинально отличаются от неживых систем. Эти отличия придают жизни качественно новые особенности. Материалистическое определение жизни более 100 лет назад дал Ф. Энгельс: «Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел».

Более подробное определение понятия «жизнь» принадлежит отечественному ученому М. В. Волькенштейну: «*Живые тела*, существующие на Земле, *представляют собой открытые саморегулирующиеся, самовоспроизводящиеся, самообновляющиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот*».



ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ



ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ

Цитология (от греч. *cytos* — клетка) — наука, изучающая структуру и функции клетки. В истории цитологии можно выделить 3 этапа:

I этап — описательные наблюдения.

История изучения клетки связана с развитием методов исследования, в первую очередь с развитием микроскопической техники. Микроскоп был изобретен в 1590 г. голландскими механиками Гансом и Захарием Янсенами. Он состоял из тубы, имевшей два увеличительных стекла и прикрепленной к подставке. Английский ученый Роберт Гук впервые применил микроскоп для исследования структуры растительных тканей. В 1665 г. при исследовании среза пробки Р. Гук заметил мелкие полости, похожие по форме на ячейки пчелиных сот, и назвал их ячейками, или клетками. Это были оболочки растительных клеток — именно так назвал их естествоиспытатель. В 1676 г. голландский натуралист Антони ван Левенгук впервые описал клетки животного организма. Он открыл и описал эритроциты позвоночных, сперматозоиды, строение сердечной мышцы, а также одноклеточные организмы (простейших).

II этап — создание клеточной теории.

Открытия XVII—XVIII вв. показали, что растительные и животные организмы состоят из клеток. В 1838—1839 гг. немецкие ученые — ботаник Маттиас Шлейден и физиолог Теодор Шванн — сформулировали основные положения клеточной теории:

Все организмы состоят из одинаковых структурных единиц — клеток.

Клетки растений и животных сходны по строению, образуются и растут по одним и тем же законам.

Однако ученые ошибочно полагали, что клетки в организме возникают путем новообразования из первичного неклеточного вещества. Это пред-

ставление было опровергнуто немецким ученым Рудольфом Вирховом (1858 г.). Он писал: «*Всякая клетка происходит из другой клетки...*» — то есть обосновал принцип преемственности клеток путем деления. Это утверждение стало третьим положением клеточной теории.

III этап — становление современной клеточной теории.

Возможности светового микроскопа XVII—XVIII вв. были ограниченны. Поэтому накопление материала о клеточном строении растений и животных, о структуре самих клеток шло медленно. Изобретение в 30-х гг. XX в. электронного микроскопа и усовершенствование в связи с этим методов исследований позволили намного глубже изучить структуру и функционирование различных компонентов клетки. На основании полученных результатов были сформулированы *основные положения современной клеточной теории.*

Все живые организмы состоят из клеток.

Клетка — элементарная живая система, единица строения, жизнедеятельности, размножения и индивидуального развития живых организмов. Вне клетки нет жизни.

Клетки всех организмов сходны по строению и химическому составу, и в них сходным образом протекают процессы обмена веществ, хранение и реализация наследственной информации.

Новые клетки возникают только путем деления ранее существующих клеток.

Клеточное строение всех ныне живущих организмов — свидетельство единства их происхождения.

Таким образом, в начале XX в., благодаря созданию клеточной теории, сформировалось представление о единстве органической природы.

Методы изучения клетки

I. Световая микроскопия:

1. *Фазово-контрастная микроскопия* — этот метод позволяет резко повысить контрастность изображения объекта.
2. *Поляризационная микроскопия* — метод, при котором в поле зрения поляризационного микроскопа в результате двойного лучепреломления («анизотропии») объекты оказываются ярко светящимися на темном фоне.
3. *Интерференционная микроскопия* — метод, при котором свет разделяется на два пучка. Один из них проходит через объект, другой — мимо него. Вследствие этого свет, прошедший через объект, испытывает фазовый сдвиг, и изображение строится таким образом, что участки клетки, обладающие разной плотностью, будут отличаться друг от друга по степени контрастности.
4. *Микроскопия в темном поле* — прием, при котором изображение попадает в объектив в результате отражения света от объекта, благодаря чему мельчайшие частицы выглядят светящимися точками на темном фоне.
5. *Ультрафиолетовая микроскопия* — способ, при котором компоненты объекта обладают специфическим поглощением УФ-лучей с определенной длиной волны, что позволяет выявить их без окрашивания.
6. *Флуоресцентная микроскопия* — метод исследования живых клеток в ультрафиолетовом свете. Позволяет изучить собственную флюоресценцию (свечение) веществ, а также их строение после добавления в них специальных красителей (флуорохромов). Данный метод позволяет определить места расположения нуклеиновых кислот, витаминов, жиров и др.
7. *Дифференциальное ультрацентрифугирование* — метод изучения состава клеток, основанный на разделении клеточных органелл и включений по их плотности. При быстром вращении раствора в специальном приборе — ультрацентрифуге — органеллы клеток выпадают в осадок, располагаясь слоями в соответствии со своей плотностью. Эти слои разделяют и изучают отдельно.

II. Электронная микроскопия:

1. *Трансмиссионная электронная микроскопия* — изображение на флуоресцирующем экране электронного микроскопа при рассеивании пучка электронов объектом. Чем больше рассеивающая способность того или иного участка, тем более темным выглядит он на экране.
2. *Сканирующая (растровая) электронная микроскопия* — метод изучения трехмерной поверхности клетки действием пучка электронов по поверхности объекта.

III. Рентгеноструктурный анализ — изучение конфигурации молекул белка, нуклеиновых кислот по распределению на объекте рентгеновского излучения.

IV. Витальное (прижизненное) изучение клеток — изучение свободноживущих простейших организмов, клеток культуры ткани, а также клеток крови.

Изучение фиксированных клеток (с использованием специфической обработки и применением различных красителей) проводится следующими методами:

1. *Цитохимические методы* исследования основаны на принципе специфического связывания красителей с определенными компонентами или веществами клетки.
2. *Авторадиография* основана на регистрации веществ, меченных радионуклидами.
3. *Иммуногистохимические методы* основаны на определении антигенов в клетках и на обнаружении тканевых антител.
4. *Цитоспектрофотометрия* базируется на определении количест-

ва веществ и их составных элементов в клетке в зависимости от поглощения световых лучей определенной длины волны.

5. *Цитофизиологический метод* опирается на изучение физиологических процессов на отдельных изолированных клетках — мышцы, нервные стволы, ганглии и т. д.
6. *Метод культуры тканей* предполагает исследование живых клеток, помещенных в соответствующую среду, в которой они способны к автономному росту.

Применяются также *микрохирургия* — выполнение с помощью специальных манипуляторов различных операций на клетке и ее органоидах, — и *прижизненное окрашивание* живых клеток красителями в диапазоне концентраций, не вызывающих токсического эффекта.

Общее строение клетки

Клетка — это элементарная структурная, функциональная и генетическая единица живых организмов, ограниченная полупроницаемой мембраной, состоящая из ядра и цитоплазмы, способная к саморегуляции, самообновлению и самовоспроизведению.

Форма клетки (рис. 1). Различают клетки с изменчивой формой (амебы, лейкоциты и др.) и клетки, форма которых более или менее постоянна и специфична для каждого их типа (инфузории, сперматозоиды, эритроциты, эпителиальные и нервные клетки, а также большинство растительных клеток).

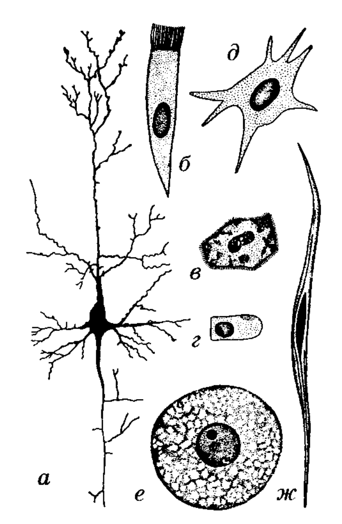


Рис. 1. Форма клеток:
а — нервная клетка; *б — г* — эпителиальные клетки; *д* — соединительнотканная клетка; *е* — яйцеклетка; *ж* — мышечная клетка

Форма клеток зависит от их функционального приспособления, поверхностного натяжения и вязкости протоплазмы, механического воздействия прилегающих клеток, ригидности (жесткости) клеточной мембраны.

Размеры клеток. Размеры клеток колеблются в широких пределах. Диаметр самых мелких животных клеток равен 4 мкм. Однако некоторые растительные и животные клетки можно видеть невооруженным глазом, так как они достигают нескольких сантиметров в диаметре (например, яйцеклетки).

В тканях животных объем клеток определенного типа довольно постоянен и не зависит от общих размеров тела. Например, клетки почек и печени у быка, лошади и мыши имеют примерно один и тот же размер; различие в величине органа обусловливается числом, а не объемом клеток. Это правило иногда называют *законом постоянного объема*.

Химический состав клетки

В состав живых организмов входят те же химические элементы, которые составляют и объекты неживой природы.

Содержание в клетке химических соединений (*в % на сырую массу*)

Вещества			
Неорганические		Органические	
Вода	70—80	Белки	10—20
		Жиры	1—5
Минеральные соли	1—1,5	Углеводы	0,2—2
		Нуклеиновые кислоты	1—2

В клетке обнаружено более 80 химических элементов Периодической системы Д. И. Менделеева. Приблизительно 40 элементов принимают участие в процессах обмена веществ и обладают выраженной биологической активностью. Эти элементы называются биогенными. По содержанию их делят на три группы:

1. *Макроэлементы* (98 %) — O, C, H, N.
2. *Микроэлементы* (1,9 %) — K, P, S, Mg, Cl, Ca, Na, Fe.
3. *Ультрамикроэлементы* (0,01 %) — I, Cu, Co, Zn, Mo, Br, Mn, B и др.

Вода в среднем составляет 80 % массы клетки (до 95 % — в клетках медузы, 90 % — в клетках зародыша человека, 79 % — в мышцах сердца, 60 % — в старых клетках и 10 % — в клетках эмали зубов). Вода находится в клетках в двух формах: свободной — 95 % и связанной — 5 %. Потеря 20 % воды смертельна для организма. Такое высокое содержание воды в клетке определяется многообразием ее функций:

- среда для протекания биохимических реакций;
- универсальный растворитель;
- средство транспортировки веществ в клетках (диффузия) и в организме (кровообращение);
- образование клеточных структур (большое содержание в цитоплазме);
- определяет объем и упругость клетки (обеспечивает осмотическое и тургорное давление);
- участвует в терморегуляции (благодаря высокой теплоемкости и теплопроводности);
- участвует в реакциях гидролиза и фотосинтеза (источник ионов H^+);
- среда для оплодотворения;
- у растений обеспечивает транспирацию и прорастание семян.

Биологическая роль воды определяется малыми размерами молекул, спецификой их строения (полярность, способность образовывать водородные связи). По отношению к воде все вещества делятся на *гидрофильные* (растворимые в воде) — минеральные соли, кислоты, щелочи,

Биологическая роль некоторых химических элементов

Элементы	Физиологическая роль
Углерод (C) Водород (H) Кислород (O) Азот (N) Натрий (Na)	Входят в состав воды, органических веществ (белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды). Участвуют в синтезе органических веществ и функциях, осуществляемых этими органическими веществами. Участвует в процессах возбуждения клетки, в поддержании осмотического давления и pH среды, влияет на работу почек
Кальций (Ca)	Входит в состав костной ткани, необходим при свертывании крови, мышечном сокращении
Калий (K)	Необходим для возбуждения нервных клеток, проведения импульсов, сокращения мышц
Хлор (Cl)	Участвует в поддержании pH желудочного сока, осмотического давления плазмы крови
Фосфор (P)	Структурный компонент костей и зубов, входит в состав АТФ, НАДФ, фосфолипидов
Железо (Fe)	Структурный компонент гемоглобина крови, миоглобина мышц, ферментов цепи переноса электронов
Йод (I)	Входит в состав гормонов щитовидной железы
Медь (Cu)	Участвует в процессах кроветворения и синтезе гемоглобина
Фтор (F)	Структурный компонент зубной ткани
Магний (Mg)	Входит в состав хлорофилла, коферментов, активирует энергетический обмен и синтез ДНК
Сера (S)	Входит в состав аминокислот, белков (инсулин) и витаминов (B_1)
Цинк (Zn)	Компонент ферментов, необходимых для нормального роста
Кобальт (Co)	Входит в состав витамина B_{12}
Марганец (Mn)	Необходим для окисления жирных кислот, участвует в процессах дыхания и фотосинтеза

моносахариды, белки и др. и *гидрофобные* (водонерастворимые) — жиры, полисахариды и др.

Минеральные соли составляют 1—1,5 % массы клетки. Большая часть неорганических веществ находятся в клетке в виде солей — серной, соляной, фосфорной. Минеральные соли играют важную роль в развитии живых организмов. Их недостаток или избыток может привести к гибели организма. Соли могут находиться в клетке либо в виде ионов, либо в твердом состоянии. Минеральные соли в водных растворах диссоциируют на анионы и катионы, участвуют в поддержании осмотического давления (за счет разности концентраций по обе стороны мембраны клетки), поддерживают слабощелочную pH (7,2—7,4) в тканевой жидкости.

Органические вещества клетки

Важнейшими органическими веществами клетки являются белки, жиры, углеводы и нуклеиновые кислоты.

Структурные и другие особенности клетки тесно связаны с длинными молекулами, состоящими из повторяющихся элементарных единиц, соединенных ковалентными связями. Эти единицы называются *мономерами*, а образующиеся макромолекулы — *полимерами*.

Органические соединения составляют в среднем 20—30 % массы клетки живого организма. В различные типы клеток входит неодинаковое количество органических соединений. Так, в растительных клетках преобладают сложные углеводы — полисахариды, в животных — белки и жиры. Однако каждая группа органических веществ в любом типе клеток выполняет сходные функции.

Белки

У растений белки синтезируются в рибосомах из аминокислот. У животных белки поступают в организм с пищей, расщепляются до аминокислот, которые идут на синтез собственных белков в соответствии с генетическим кодом.

Состав белков

Биополимеры. Мономерами являются аминокислоты — низкомолекулярные соединения. Различают 20 аминокислот. *Общая формула*:

$$NH_2 - \underset{\displaystyle H}{\overset{\displaystyle R}{\underset{|}{\overset{|}{C}}}} - COOH,$$

где NH_2 — аминогруппа (основные свойства), COOH — карбоксильная группа (кислотные свойства), R — радикал (20 вариантов). Это амфотерные соединения.

Физические свойства: бесцветные, кристаллические, растворимы в воде, нерастворимы в органических растворителях.

Аминокислоты, соединяясь, образуют пептидную связь (ковалентную, прочную).

$$-\underset{\displaystyle O}{\underset{\|}{C}} - \underset{\displaystyle H}{\underset{|}{N}} -$$

Классификация белков:

I. По количеству аминокислот:

1. Олигопептиды (от 2 до 10 аминокислот);
2. Полипептиды (от 10 до...):
   собственно полипептиды (от 10 до 100 аминокислот) — гормоны;
   белки (протеины) — от 100 аминокислот до нескольких миллионов.

II. По составу:

Простые белки (протеины) состоят только из остатков аминокислот:

протамины и гистоны — входят в состав нуклепротеидов. Играют важную роль в регуляции метаболической активности генома;

проламины и глютелины — белки растительного происхождения, составляют основную массу клейковины;

альбумины и глобулины — белки животного происхождения (яичный белок, мышцы, молоко).

Сложные белки (протеиды) различают и называют по простетической (не белковой) группе:

хромопротеиды — белки, в которых простетической группой служит пигмент (гемоглобин, цитохромы, дыхательные ферменты);

нуклеопротеиды — белки, связанные с нуклеиновыми кислотами (основа ядерного вещества — хроматина);

липопротеиды — соединения белков и липидов (ферменты плазматических мембран);

фосфопротеиды — соединения белков и фосфатов (в молоке, желтке куриного яйца, икре рыб, ЦНС);

гликопротеиды — соединения белков и углеводов (компонент клеточной мембраны);

металлопротеиды — соединения белков и металлов (ферменты).

III. По структуре:

Фибриллярные белки — полипептидные нитевидные цепи, плохо растворимы в воде (кератин волос и рогов, миозин мышц, коллаген костей, фибриноген крови).

Глобулярные белки — полипептидные цепи, сложенные в форме шара, водорастворимые (протеины плазмы крови, ферменты).

Структуры белка (уровни организации) (рис. 2)

Первичная — линейная последовательность аминокислот, соединенных друг с другом пептидными связями в полипептидную цепь (специфична, закодирована в ДНК, от нее зависят свойства и функции белков).

Вторичная: полипептидная цепь, закрученная в спираль. *α-спираль* — правозакрученная, возникающая в результате образования водородных связей между C=O и NH, между первым и третьим аминокислотными звеньями (глобин);

- складчатая, *β-спираль*, возникающая в результате образования водородных связей между параллельно ориентированными участками полипептидной молекулы (кератин волос);
- трехчленная спираль — спиралевидная структура, возникающая в результате переплетения трех полипептидных цепей (коллаген).

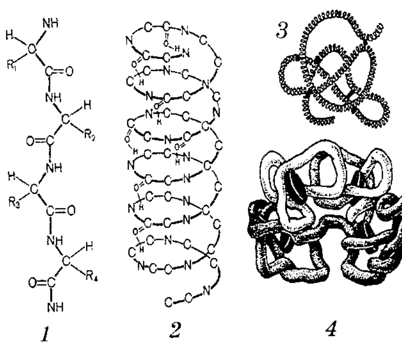


Рис. 2. Различные структуры молекул белка: *1* — первичная; *2* — вторичная; *3* — третичная; *4* — четвертичная (на примере гемоглобина крови)

Третичная — полипептидные цепи в результате пространственной укладки образуют *глобулу* (клубок). Она характерна для большинства белков и поддерживается ионными, водородными связями, дисульфидными мостиками (-S-S-), гидрофобными взаимодействиями. Все глобулярные белки — ферменты, антитела, гормоны.

Четвертичная — характерна для белков со сложным строением, состоит из нескольких полипептидных цепей, удерживаемых в молекуле дисульфидными мостиками, водородными связями и гидрофобными взаимодействиями. Например, молекула гемоглобина состоит из четырех полипептидных цепей, каждая из которых связана с одной группой гема, удерживающего кислород.

Нарушение структуры белка называется *денатурацией*. Она наступает под действием физических и химических факторов (температура, воздействие кислот и др.). Бывает обратимой (ренатурация) и необратимой (если нарушается первичная структура молекулы).

Функции белков:

1. *Структурная* (строительная) — входят в состав всех мембранных структур.
2. *Ферментативная* (каталитическая) — ферменты организма.
3. *Защитная* (иммунологическая) — антитела, иммуноглобулин, интерферон.
4. *Сократительная* (двигательная) — движение ресничек, жгутиков, сокращение мышц.
5. *Гормональная* (регуляторная) — гормоны (инсулин).
6. *Энергетическая* — при сжигании 1 г белка выделяется 17,6 кДж энергии.
7. *Транспортная* — гемоглобин.
8. *Рецепторная* — родопсин глаза (рецепторы).
9. *Запасающая* — яичный альбумин, казеин молока, эндосперма семян.
10. *Токсическая* — яд змей, пауков, насекомых.

Ферменты

Ферменты (от лат. *fermentum* — закваска) — это белки, присутствующие во всех живых клетках и играющие роль биологических катализаторов.

Синтезируются из аминокислот на рибосомах в соответствии с генетическим кодом.

По химической природе это *белки* (имеют сложное строение, четвертичную структуру) и *небелковые компоненты* (ионы металлов, витамины).

Белковая часть фермента называется *апофермент*. Небелковая часть фермента — *кофактор* — ион металла или неорганическое вещество; *кофермент* (коэнзим) — органическое вещество.

Свойства ферментов:

1. Высокая специфичность, то есть фермент и субстрат по строению соответствуют друг другу.
2. Действие в строго определенной последовательности.
3. Ускорение определенных реакций.

Классификация ферментов:

Существует шесть классов ферментов в зависимости от типа катализируемых реакций:

1. *Оксидоредуктазы* — катализируют окислительно-восстановительные реакции.
2. *Трансферазы* — катализируют перенос функциональных групп от одного вещества к другому.
3. *Гидролазы* — катализируют гидролиз — реакции расщепления сложных органических веществ на простые путем присоединения воды.
4. *Лиазы* — катализируют негидролитическое присоединение или отщепление функциональной группы.
5. *Изомеразы* — изомеризация.
6. *Лигазы (синтетазы)* — катализируют реакции синтеза с использованием энергии АТФ.

Функция ферментов — увеличение скорости клеточных реакций в миллионы раз.

Ни один процесс в клетке не происходит без участия ферментов (редупликация ДНК, синтез РНК, белков, АТФ, фотосинтез, дыхание и др.).

Липиды

У растений липиды синтезируются в каналах гладкой ЭПС. У животных поступают с пищей, расщепляются до составных частей (глицерин и жирные кислоты) и вновь синтезируются в собственные жиры. Содержание жира в клетке составляет 5—15 % массы сухого вещества.

Состав липидов. *Жиры (триглицериды)* — сложные эфиры трехатомного спирта глицерина и высокомолекулярных жирных кислот. *Общая формула*:

$$\begin{array}{l} CH_2 - O - CO - R_1 \\ CH\ \ - O - CO - R_2 \\ CH_2 - O - CO - R_3 \end{array}$$

Жиры бывают насыщенные и ненасыщенные.

Насыщенные (твердые) — стеариновая, пальмитиновая, масляная кислоты (говяжий, свиной жир).

Ненасыщенные (жидкие) — олеиновая, линолевая кислоты (подсолнечное масло, рыбий жир).

Физические свойства жиров: жиры нерастворимы в воде; растворимы в органических растворителях (эфире, спирте, бензине и др.).

Липоиды — сложные эфиры высокомолекулярных жирных кислот и спиртов. К ним относятся каротиноиды (фотосинтетические пигменты), стероидные гормоны (половые, глюкокортикоиды и др.).

Классификация липидов:

1. *Простые липиды* представляют собой эфиры спирта и жирных кислот *(триглицериды)*:
   стероиды — производные спирта холестерола (половые гормоны, холестерол, кортикостероиды, витамин D);
   терпены — вещества, в основе структуры которых лежит пятиугольный углеводород изопрен (хлорофилл, каротиноиды, витамин А);
   жирорастворимые витамины (А, Д, Е, К);
   воска — сложные эфиры высших жирных кислот и высокомолекулярных спиртов.
2. *Сложные липиды* — это соединение эфиров спирта, жирных кислот и других веществ. К ним относятся:
   фосфолипиды — соединения глицерина, жирных кислот и остатков фосфорной кислоты;
   сфинголипиды — соединения липидов и спирта сфингозина;
   гликолипиды — соединения липидов и углеводов;
   липопротеиды — соединения липидов и белков;
   пигменты (каротиноиды, гемоглобин, хлорофилл и др.).

Функции липидов:

1. *Энергетическая* — при окислении 1 г липидов выделяется 38,9 кДж тепла. Липиды обеспечивают 25—30 % всей энергии, необходимой организму.
2. *Строительная* (структурная) — входят в состав биомембраны.
3. *Гормональная и регуляторная* — стероидные гормоны регулируют обмен веществ и размножение, витамины.
4. *Запасающая* — в растительных клетках семян плодов растений, в животных — жировая ткань.
5. *Источник эндогенной воды* — при окислении 1 г жиров образуется 1,1 мл воды.
6. *Термоизоляционная* — участие в теплообмене.
7. *Защитная* — от механических повреждений.
8. *Выделительная* — у насекомых — «жировое тело».
9. *Специальные функции* — химические сигналы (феромоны у насекомых), образование водоотталкивающих покрытий у растений (воска), окраска плодов и семян, участие в фотосинтезе (пигменты).

Углеводы

В клетках растений углеводы синтезируются в хлоропластах в процессе фотосинтеза из CO_2 и H_2O под действием солнечного света. В организм животных поступают с пищей. Содержание углеводов в клетке 1—5 % (в крови 0,1—0,12 %), в растительной клетке до 90 % (клубни картофеля, семена).

Углеводы — это углеводородные соединения. Общая формула: $C_n(H_2O)_m$.

Классификация углеводов:

1. Простые углеводы — моносахариды. В зависимости от числа углеводных атомов в их молекуле различают: *триозы* (глицеральдегид), *тетрозы* (эритроза), *пентозы* (рибоза, дезоксирибоза, входящие в состав нуклеиновых кислот, АТФ), *гексозы* (глюкоза, фруктоза).
2. Сложные углеводы — это полимеры, состоящие из моносахаридов, соединенных гликозидной связью. Различают:
   - *олигосахариды* — углеводы, построенные из небольшого числа (2—10) моносахаридных остатков, растворимые, имеют сладкий вкус;
   - *дисахариды* — углеводы, объединяющие два моносахарида (пищевой сахар — сахароза, состоит из одной молекулы глюкозы и одной молекулы галактозы; мальтоза = глюкоза + глюкоза; лактоза = глюкоза + галактоза; сахароза = глюкоза + фруктоза);
   - *полисахариды* — сложные высокомолекулярные углеводы, образованные сотнями и тысячами молекул моносахаридов, нерастворимые, не имеют сладкого вкуса. Это линейные и разветвленные полимеры, мономеры которых соединены гликозидной связью;
   - *гомополисахариды* — состоят из множества одинаковых моносахаридных остатков (крахмал, гликоген, целлюлоза);
   - *гетерополисахариды* — состоят из моносахаридов разных видов (гепарин).

Функции углеводов:

1. Структурная (строительная) — входят в состав клеточной стенки растений, бактерий, грибов.
2. Энергетическая — при окислении 1 г углеводов выделяется 17,6 кДж энергии.
3. Запасающая — крахмал у растений, гликоген у животных.
4. Составной компонент ДНК, РНК, АТФ, $ФАД^{2+}$, $НАД^+$, $НАДФ^+$.
5. Защитная — рецепторы тканевой совместимости, хитиновый покров членистоногих.

Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты (от лат. *nukleus*— ядро, впервые были обнаружены в ядре) — сложные природные высокомолекулярные соединения, обеспечивающие хранение и передачу наследственной информации в живых организмах. Составляют 1—5 % от сухой массы клетки и представлены моно- и полинуклеотидами.

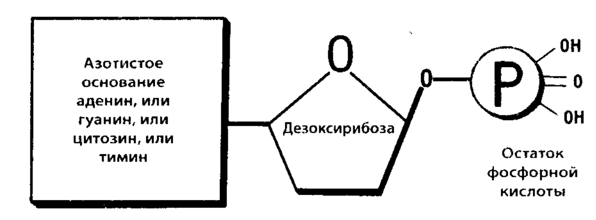


Рис. 3. Строение нуклеотида

Полинуклеотиды — линейные биополимеры с огромной молекулярной массой. *Мономерами нуклеиновых кислот* являются *нуклеотиды*, состоящие из азотистого основания, сахара — пентозы и остатка фосфорной кислоты (рис. 3).

Азотистые основания представлены производными пурина, пиримидина. Пуриновые основания: А — аденин; Г — гуанин. Пиримидиновые основания: Ц — цитозин; Т — тимин; У — урацил. Тимин отличается от урацила наличием метильной группы ($-CH_3$).

В образовании нуклеотидов принимают участие два моносахарида — *пентозы*. Это рибоза — в РНК и дезоксирибоза — в ДНК. Третьим компонентом нуклеотидов является *остаток фосфорной кислоты — фосфат*. В зависимости от числа фосфатных групп различают моно-, ди- и трифосфаты нуклеотидов.

Соединения азотистого основания и сахара называются *нуклеозидами*, а с присоединенным фосфатом — *нуклеотидами*. Название нуклеотидов обусловлено входящими в их состав азотистыми основаниями и обозначается заглавными буквами.

В природе существуют два типа нуклеиновых кислот, отличающихся по составу, строению и функциям: ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота, РНК — рибонуклеиновая кислота.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота)

Трехмерная модель строения ДНК была предложена Дж. Уотсоном и Ф. Криком в 1953 г. Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, закрученных в правостороннюю спираль (рис. 4). Диаметр спирали равен 2 нм, шаг спирали — 3,4 нм. Один виток имеет 10 пар нуклеотидов. Направление цепей ДНК взаимно противоположно. На 5' конце всегда расположен остаток фосфорной кислоты, на 3' конце — свободная ОН-группа. Остов ДНК составляют молекулы дезоксирибозы и фосфатов. Пары азотистых оснований нуклеотидов расположены внутри спирали. Между основаниями образуются водородные связи. Остов образуется за счет ковалентных связей (рис. 5). Строение ДНК основано на принципах *комплементарности* и *антипараллельности*. Длина молекулы может достигать нескольких сантиметров. Молекулярный вес — десятки и сотни миллионов d (дальтон). Суммарная длина ДНК ядра клетки человека — около 2 м. В эукариотических клетках ДНК образует

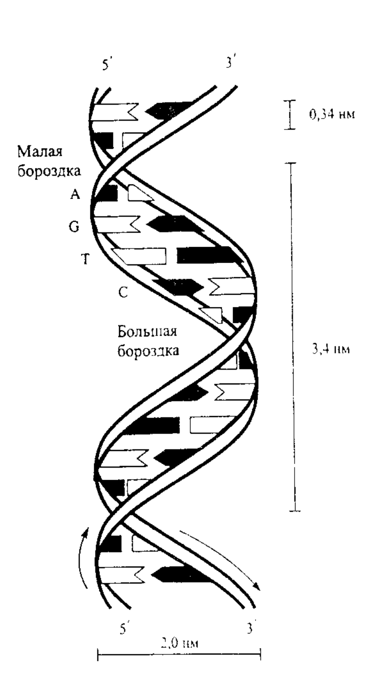


Рис. 4. Модель ДНК

комплексы с белками и имеет специфическую пространственную конформацию.

Комплементарность — образование водородных связей между нуклеотидами, имеющими пространственное соответствие.

А = Т; Г ≡ Ц
2 Н-связи 3 Н-связи

Нуклеотидные последовательности двух цепей ДНК строго комплементарны друг другу: зная последовательность одной цепи, можно с точностью определить другую.

С комплементарностью цепей ДНК согласуется *правило Чаргаффа* о нуклеотидном составе ДНК (1949 г.). Следствием этого правила является следующее:

1. Число пуринов (А + Г) равно числу пиримидинов (Т + Ц).
2. Число А = Т, Г ≡ Ц.

Локализация ДНК в клетке

В эукариотической клетке молекулы ДНК находятся в ядре, где вместе с белками образуют линейные структуры — *хромосомы*. Хромосомы хорошо видны при исследовании с помощью микроскопа в период деления ядра; в неделящейся клетке (в интерфазе) они раскручены (деспирализованы). ДНК имеются в *митохондриях* и *пластидах*, где их молекулы образуют кольцевые структуры.

В прокариотической клетке ДНК располагается в ядерной области — *нуклеоиде* (одна кольцевая молекула) и в цитоплазме (плазмиды — маленькие кольцевые молекулы ДНК).

Свойства ДНК

Репликация (самоудвоение) происходит в синтетическом периоде жизненного цикла клетки. Она позволяет сохранить постоянство структуры ДНК. Репликация осуществляется под контролем ряда ферментов и протекает в несколько этапов, полуконсервативным способом (подробнее см. раздел «Генетика»).

Если под воздействием различных факторов в процессе репликации в молекуле ДНК происходят изменения в числе или порядке следования нуклеотидов, то возникают мутации.

Репарация (самовоспроизведение) — способность молекулы ДНК «исправлять» возникающие в ее цепях изменения, то есть восстановление правильной последовательности нуклеотидов.

Функции ДНК:

1. Хранение наследственной информации о структуре специфических для организма белков.
2. Передача наследственной информации дочерним клеткам.
3. Участие в реализации генетической информации, то есть в процессе синтеза полипептидов.

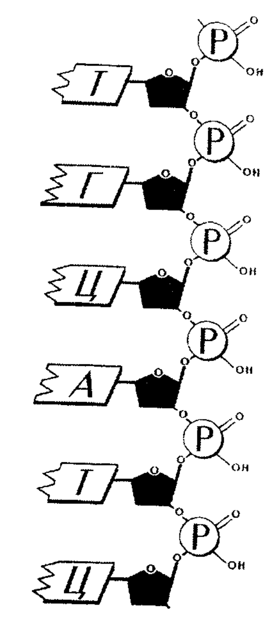


Рис. 5. Соединение нуклеотидов в полинуклеотидную цепь

РНК (рибонуклеиновая кислота)

РНК представляет собой одноцепочечный линейный гетерополимер, состоящий из рибонуклеотидов. *Нуклеотид* РНК состоит из *азотистого основания* (аденин, гуанин, цитозин, урацил), *сахара — рибозы* и *остатка фосфорной кислоты*.

Связь между нуклеотидами осуществляется, как и в одной из цепей ДНК, *через углерод и остаток фосфорной кислоты*. В отличие от ДНК, содержание которой в клетках относительно постоянно, содержание РНК колеблется. Оно повышается в клетках, в которых происходит синтез белка. В зависимости от выполняемых функций различают несколько *видов РНК*:

1. *Рибосомная РНК (р-РНК)* — составляет 85 % от всей РНК в клетке. Это самые крупные молекулы РНК, в их состав входит 3—5 тыс. нуклеотидов, молекулярная масса достигает 1,0—1,5 млн. d, р-РНК синтезируется в ядрышках и в комплексе с белками формирует субъединицы рибосом. На рибосомах идет синтез белка. Рибосомная РНК, входящая в состав цитоплазматических рибосом эукариот, больше по размерам, чем р-РНК рибосом прокариот, митохондрий и пластид.
   Функции р-РНК:
   — формирование активного центра рибосомы;
   — обеспечение взаимодействия рибосомы и транспортной РНК.
2. *Информационная РНК (и-РНК), или матричная РНК (м-РНК)* — составляет 5 % от всей РНК в клетке, количество ее зависит от стадии клеточного цикла. Так, при интенсивном синтезе белков количество и-РНК повышается. Размеры и-РНК различны и зависят от объема копируемой информации. Синтезируются и-РНК в ядре, в процессе транскрипции на определенном участке молекулы ДНК — гене.
   Функция и-РНК:
   перенос генетической информации о структуре белка от ДНК к месту синтеза белка на рибосомы.
3. *Транспортная РНК (т-РНК)* — составляет 10 % от всей РНК в клетке. Существует более 40 видов т-РНК. Молекулы т-РНК самые

короткие, состоят из 80—100 нуклеотидов, молекулярная масса 25—30 тыс. d, т-РНК содержатся в цитоплазме клетки и приобретают специфическую конформацию в виде «клеверного листка» (форма трилистника). На одном конце находится триплет нуклеотидов (антикодон), кодирующий определенную аминокислоту. На другом конце имеется триплет нуклеотидов, к которому присоединяется аминокислота. При комплементарности триплета т-РНК (антикодона) и триплета и-РНК (кодона) аминокислота занимает определенное место в молекуле белка.

Функция т-РНК:

транспорт аминокислот к месту синтеза белка — рибосомам.

Локализация РНК в клетке:

РНК находится в ядрышке, цитоплазме, рибосомах, митохондриях и пластидах.

В природе есть еще один вид РНК — *вирусная РНК*. У РНК-содержащих вирусов обнаружена двухцепочечная РНК, структура которой близка к структуре ДНК. У этих организмов РНК, как двух-, так и одноцепочечная, выполняет функцию хранения генетической информации.

АТФ (аденозинтрифосфорная кислота)

АТФ — это универсальный источник и основной аккумулятор энергии в живых клетках. Содержится во всех клетках растений и животных. Количество АТФ в среднем составляет 0,04 % массы клетки, наибольшее содержание — в скелетных мышцах (0,2—0,5 %).

Аденозинмонофосфорная кислота (АМФ) входит в состав всех РНК. При присоединении еще двух молекул фосфорной кислоты АМФ превращается в АТФ и становится источником энергии, которая запасается в двух последних остатках фосфатов.

В состав АТФ входят остаток азотистого основания *(аденин)*, сахар-пентоза (*рибоза*) и *три остатка фосфорной кислоты* (рис. 6). Молекула АТФ очень неустойчива и способна отщеплять одну или две молекулы фосфата с выделением большого количества энергии, расходуемой на обеспечение всех жизненных функций клетки. Реакции гидролиза — отщепления молекулы фосфорной кислоты — сопровождаются освобождением 40 кДж/моль энергии. Связи в молекуле АТФ называются *макроэргическими* и обозначаются знаком «~». Запасы АТФ постоянно пополняются за счет процесса *фосфорилирования*, то есть присоединения фосфорной кислоты к АДФ. Фосфорилирование происходит с разной интенсивностью при дыхании (в митохондриях), гликолизе (в цитоплазме), фотосинтезе (в хлоропласте).

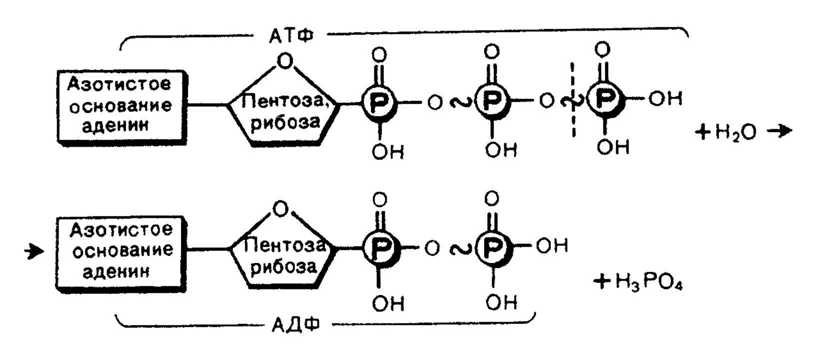


Рис. 6. Строение АТФ и ее превращение в АДФ

НАД⁺ и НАДФ⁺

НАД⁺ и НАДН

Рис. 7. Строение молекулы динуклеотидов НАД⁺ и НАДФ⁺

АТФ является основным связующим звеном между процессами, сопровождающимися выделением и накоплением энергии, и процессами, протекающими с затратами энергии.

Кроме АТФ, в клетках присутствуют и другие мононуклеотиды, отличающиеся структурой азотистого основания: ГТФ (гуазинтрифосфорная кислота); УТФ (уридинтрифосфорная кислота); ЦТФ (цитидинтрифосфорная кислота).

Это также макроэргические соединения, энергия гидролиза которых используется, например, при синтезе белка (ГТФ), полисахаридов (УТФ), фосфолипидов (ЦТФ). Эти нуклеотиды необходимы для синтеза РНК.

Помимо мононуклеотидов, важную роль в обмене веществ играют *динуклеотиды* — НАД⁺ (никотинамидадениндинуклеотид), НАДФ⁺ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат), имеющие в своем составе два азотистых основания (аденин и амид никотиновой кислоты), два остатка рибозы и два остатка фосфорной кислоты (рис. 7).

НАД⁺, НАДФ⁺ — универсальные *акцепторы* (от лат. *acceptor* — приемник) энергии, а их восстановленные формы — НАДН и НАДФН — универсальные доноры атомов водорода (двух электронов и одного протона) в большинстве окислительно-восстановительных реакций.

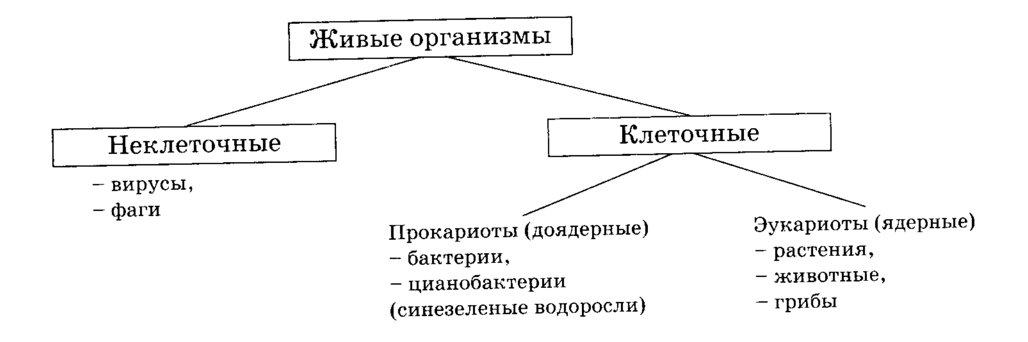
Субстрат — H_2 + НАД$^+$ → субстрат + НАДН + H^+

Окисление различных субстратов в процессе энергетического обмена приводит к накоплению атомов водорода в виде НАДН (реакции цикла Кребса, окисление жирных кислот и т. д.). НАДН может использоваться в различных реакциях биосинтеза, окисляться в дыхательной цепи митохондрий; освобожденная при этом энергия запасается в виде АТФ.

НАДФН образуется при окислительном расщеплении углеводов, у растений — при фотосинтезе, а также используется для получения энергии в дыхательной цепи митохондрии.

Кроме никотиновых нуклеотидов могут быть *флавиновые нуклеотиды* ФАД (флавинадениндинуклеотид), ФМН (флавинмононуклеотид), которые являются производными витамина B_2 (рибофлавина). Они присоединяют два атома водорода — два протона и два электрона. Их окисление в дыхательной цепи митохондрий также сопровождается выделением энергии, запасаемой в виде АТФ.

По характеру организации ядерного аппарата все клетки делятся на прокариотические и эукариотические.



НЕКЛЕТОЧНЫЕ ФОРМЫ ЖИЗНИ

Вирусы

Вирусы были открыты в 1892 г. русским ботаником Д. И. Ивановским, который впервые получил инфекционный экстракт из растений табака, пораженных мозаичной болезнью. Экстракт пропускался через фильтр, способный задерживать бактерии, но отфильтрованная жидкость еще сохраняла инфекционные свойства. В 1898 г. голландец Мартин Бейеринк придумал слово «вирус», что в переводе с латинского обозначает «яд». Только с помощью электронного микроскопа удалось увидеть эти мельчайшие живые существа.

Вирусы — это неклеточная форма жизни, способная проникать в живую клетку и размножаться только внутри ее. Они являются облигатными паразитами, но, в отличие от других паразитов, паразитируют на генетическом уровне. Существует несколько гипотез происхождения вирусов:

— Вирусы произошли от клеточных организмов.
— Вирусы произошли из «беглой» нуклеиновой кислоты, то есть нуклеиновой кислоты, которая приобрела способность реплицироваться независимо от клеток, в которых она возникла.
— Вирусы возникли в результате дегенерации (вырождения) клеточных организмов.

Вирусы распространены в природе повсеместно и поражают все группы организмов. В настоящее время описано около 500 форм вирусов, поражающих теплокровных позвоночных животных, и более 300 форм вирусов, заражающих высшие растения. Наука, изучающая вирусы, называется *вирусологией*.

Размеры вирусов составляют от 20 до 3000 нм, то есть в среднем они в 50 раз меньше бактерии.

Поведение вирусов: облигатные паразиты; вызывают заболевания; в клетках-хозяевах «выключают» ДНК и используют свои ДНК и РНК, дают клетке команду синтезировать свои клетки; передаются из клетки в клетку в виде инертных частиц.

Строение вирусов (рис. 8)

Сердцевина вируса состоит из фрагмента генетического материала (ДНК, РНК). Вирусы содержат всегда один тип нуклеиновой кислоты, причем как одноцепочечной, так и двухцепочечной, как линейной, так и кольцевой.

Капсид — защитная белковая оболочка, которая защищает ДНК, РНК от ферментов-нуклеаз и УФ-излучений, обеспечивает осаждение вируса на поверхности клетки-хозяина.

Суперкапсид — дополнительная липопротеидная оболочка, которая возникает из плазматической мембраны клетки-хозяина (характерна для высокоорганизованных вирусов — ВИЧ, гриппа, герпеса).

Полностью сформированная инфекционная частица вне клетки-хозяина называется *варионом* (нуклепротеидный комплекс). Если вирус находится внутри клетки-хозяина, то он существует в форме нуклеиновой кислоты.

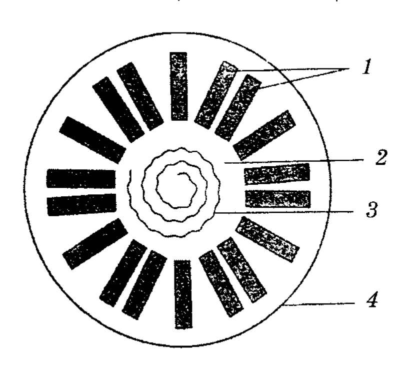


Рис. 8. Схематический разрез вируса, имеющего капсомерное строение: *1* — капсомеры (капсид — белковая оболочка); *2* — внутренняя среда вируса; *3* — генетический материал (ДНК или РНК); *4* — оболочка

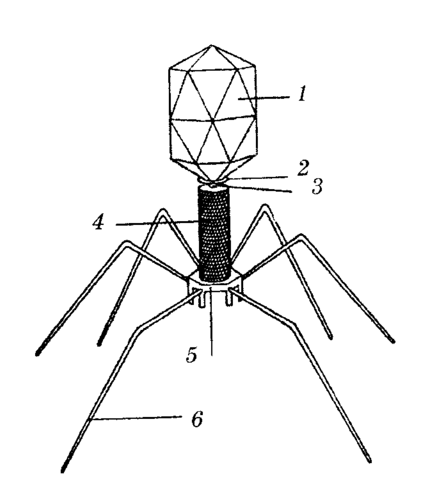


Рис. 9. Схематическое изображение бактериофага: *1* — головка с икосаэдрической симметрией; *2* — воротничок; *3* — полый цилиндрический отросток; *4* — чехол со спиральной симметрией из сократительных белков; *5* — базальная пластина; *6* — хвостовые нити

Оболочка вируса построена из одинаковых повторяющихся субъединиц — *капсомеров*, которые образуют структуры с высокой степенью симметрии, способные кристаллизироваться. Большинство вирусов построено по одному из двух типов симметрии — *спиральной* или *кубической*.

По спиральному типу симметрии построено большинство вирусов, поражающих растения, и некоторые вирусы бактерий (бактериофаги). Вирус табачной мозаики (ВТМ) имеет спиральную симметрию, содержит внутри спиральную РНК. Капсид состоит из 2130 одинаковых белковых субъединиц, составляющих вместе с РНК единую целостную структуру — *нуклеокапсид*.

Большая часть вирусов, вызывающих инфекции у человека и животных, имеет кубический тип симметрии. Капсид имеет форму икосаэдра — правильного двадцатигранника с 12 вершинами и 30 ребрами (вирус полиомиелита).

Бактериофаги — группа вирусов, поражающих бактерии (пожиратели бактерий). Открыты в 1915 г. английским микробиологом Фредериком Туортом. Имеют *икосаэдрическую головку* (содержащую генетический материал) и *хвост*, обладающий спиральной симметрией (рис. 9). Эти вирусы обитают в кишечнике человека и животных, они полезны, так как поражают бактерии. В медицине их применяют для лечения брюшного тифа, холеры.

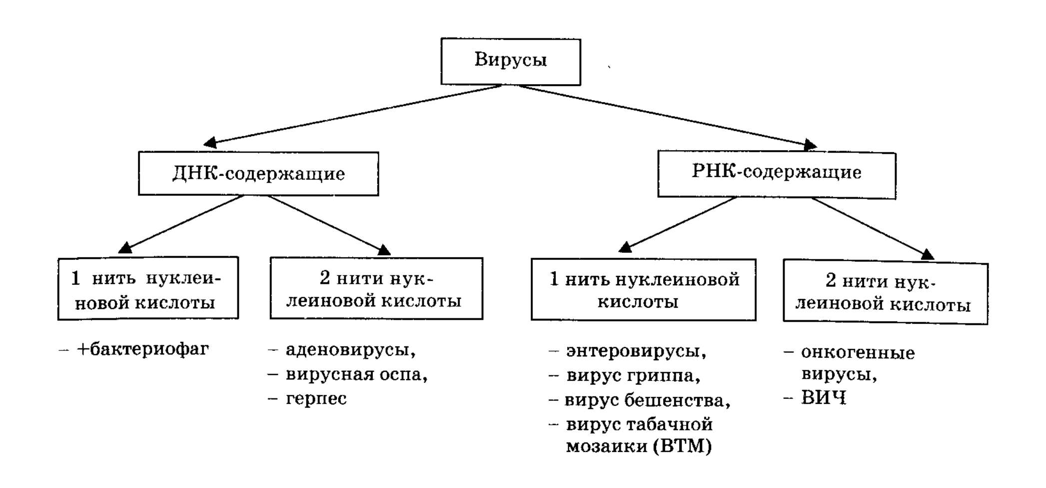
Классификация вирусов строится по виду и форме их нуклеиновой кислоты, типу симметрии, наличию или отсутствию внешней мембраны.

Отличие вируса от клетки: вирусы никогда не размножаются делением; в своем составе имеют только один тип нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК); никогда не размножаются вне клетки-хозяина.

Размножение (репродукция) включает три процесса: репликацию вирусной нуклеиновой кислоты; синтез вирусных белков; сборку вирионов.

У вирусов нет пола. Репликация молекулы ДНК (РНК) внутри пораженной клетки — многоэтапный процесс, который состоит из шести стадий:

1. *Адсорбция* — процесс прикрепления вирусных частиц к поверхности клетки.
2. *Инъекция* (у бактериофагов) — проникновение вирусной частицы в клетку и введение нуклеиновой кислоты из белкового капсида.



3. *Репликация молекул вирусной нуклеиновой кислоты* — происходит за счет нуклеотидов, накопленных в клетках хозяина.
4. *Синтез вирусных белков и ферментов* — происходит на рибосомах клетки.
5. *Сборка вирусных частиц* — за счет пораженных вирусных нуклеиновых кислот и вирусных белков.
6. *Лизис* — выход вирусных частиц из пораженной клетки. У бактерий сопровождается разрушением (лизисом) клетки. У эукариот происходит путем выпячивания оболочки клетки и «выталкиванием» вирусных частиц в окружающую среду.

Новые вирусные частицы заражают еще непораженные клетки, и цикл развития вируса повторяется.

Значение вирусов

У животных и человека вирусы вызывают, среди прочих, такие заболевания, как бешенство, гепатит, грипп, корь, краснуху, оспу, ОРЗ, полиомиелит, энцефалит, СПИД, раковые опухоли.

Возбудитель СПИДа (рис. 10) — вирус иммунодефицита человека (ВИЧ). Имеет сферическую форму диаметром 100—150 нм. Наружная оболочка вируса состоит из клеточной мембраны клетки-хозяина. В мембрану встроены рецепторные «грибовидные» образования. Под

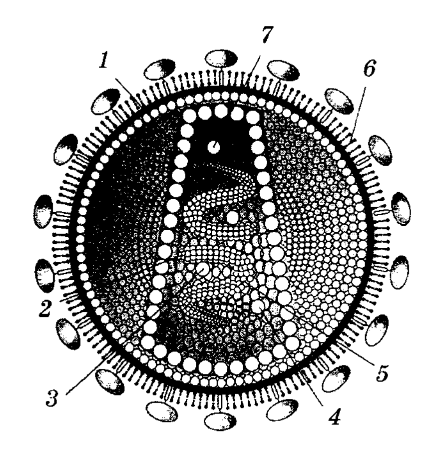


Рис. 10. Вирус иммунодефицита человека: *1* — сердцевина; *2* — РНК; *3* — обратная транскриптаза; *4* — протеаза; *5*, *6* — липидная двуслойная мембрана; 7 — интеграза

наружной оболочкой располагается сердцевина вируса с генетическим материалом в виде двух молекул РНК (каждая из 9 генов ВИЧ) и фермента (обратная транскриптаза). Этот фермент катализирует реакцию обратной транскрипции в клетках лимфоцитов. Вирус поражает главным образом *Т-хелперы лимфоцитов*, на поверхности которых есть рецепторы, способные связываться с поверхностным белком ВИЧ. В таком состоянии он может сохраняться долго, не проявляя себя. Иммунная система организма человека утрачивает свои защитные свойства, и организм перестает бороться с любой инфекцией, раковыми клетками и погибает. Средняя продолжительность жизни инфицированного человека составляет 7—10 лет. Источником заражения служит только человек — носитель вируса иммунодефицита. СПИД передается половым путем, через кровь и ткани, содержащие вирус иммунодефицита, от матери к плоду.

У растений вирусы вызывают свои заболевания, например вирус табачной мозаики, желтухи свеклы и др.

Вирусы (бактериофаги) используют для лечения дизентерии, брюшного тифа, холеры.

КЛЕТОЧНЫЕ ФОРМЫ ЖИЗНИ

Надцарство прокариоты

К прокариотическим (доядерным) организмам относят *бактерии* и *синезеленые водоросли* (цианобактерии). Это самые простые, мельчайшие и наиболее распространенные организмы. Они были единственной формой жизни на Земле в течение 2 млрд лет. Их генетический аппарат представлен: нуклеоидом (аналог ядра); кольцевой молекулой ДНК, находящейся в цитоплазме и не отграниченной от нее оболочкой; плазмидами — внехромосомными генетическими элементами, представляющими небольшие кольцевые ДНК. Плазмиды находятся вне генома и реплицируются независимо от него. Количество плазмид может быть различным.

Прокариотические клетки (рис. 11) защищены *клеточной стенкой* (оболочкой) в виде решетки, наружная часть которой образована гликопептидом — *муреином*. Как и у растений, клеточная стенка придает клетке форму и жесткость. Через поры клеточной стенки свободно проходят вода, ионы и малые органические молекулы. Внутренняя часть клеточной стенки представлена плазматической мембраной. Многоскладчатое впячивание мембраны в цитоплазму образуют *мезосомы*, участвующие в построении клеточных перегородок и в репродукции и являющиеся местом прикрепления ДНК. В цитоплазме органелл мало, но присутствуют многочисленные мелкие рибосомы (70S). Микротрубочки отсутствуют, движение цитоплазмы не происходит. Многие бактерии имеют жгутики более простого строения, чем у эукариот.

Жгутики не ограничены мембраной, имеют волнистую форму и состоят из сферических субъединиц белка флагеллина. Эти субъединицы расположены по спирали и образуют полый цилиндр диаметром 10—20 нм. Количество и расположение жгутиков может быть различным. На клеточной стенке некоторых бактерий видны тонкие выросты (палочковидные белковые выступы), которые называются *пили*, или фимбрии. Они короче и тоньше жгутиков и представляют собой короткие полые цилиндры из белка пилина. Служат для прикрепления бактерий к субстрату или друг к другу.

Дыхание у бактерий осуществляется в мезосомах, у синезеленых водорослей — в цитоплазматических мембранах. Хлоропластов и других клеточных органелл, окруженных мембраной, нет.

Размножаются прокариоты путем *бинарного деления* с образованием двух дочерних клеток. Переход к делению определяется отношением объема ядра к объему цитоплазмы. Перед клеточным делением происходит репликация ДНК, во время которой мезосомы удерживают геном в определенном положении. Мезосомы могут прикрепляться к перегородкам между дочерними клетками и участвовать в синтезе веществ клеточной стенки.

Деление прокариот (рис. 12). Сначала делится нуклеоид, а затем цитоплазма. Скорость размножения высока. Так, бактерия кишечной палочки каждые 20 минут удваивает свою численность.

У бактерий наблюдается и *половое размножение*, но в самой примитивной форме. При этом нет образования гамет и слияния клеток, а происходит

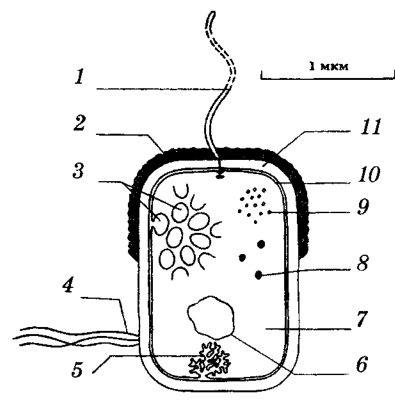


Рис. 11. Строение бактериальной клетки: *1* — жгутик; *2* — капсула; *3* — фотосинтетическая мембрана; *4* — пили (фимбрии); *5* — мезосома; *6* — кольцевая молекула ДНК; *7* — цитоплазма; *8* — запасные питательные вещества; *9* — рибосомы; *10* — плазматическая мембрана; *11* — клеточная стенка

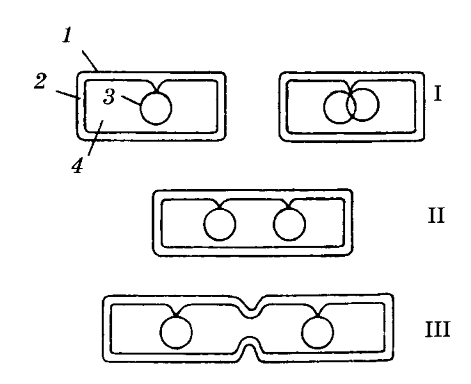


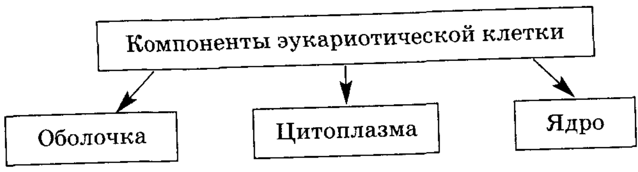
Рис. 12. Схема деления прокариот: *1* — клеточная оболочка; *2* — плазматическая мембрана; *3* — молекула ДНК; *4* — цитоплазма. I — стадия репликации ДНК; II — стадия синтеза плазматической мембраны; III — формирование поперечной мембраны

лишь обмен генетическим материалом. Этот процесс называется *генетической рекомбинацией*. Различают три способа передачи ДНК: конъюгация, трансформация, трансдукция. *Конъюгация* — однонаправленный перенос фрагмента ДНК от клетки-донора в клетку-реципиент, контактирующих друг с другом. *Трансформация* — однонаправленный перенос фрагментов ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту, не контактирующих друг с другом. *Трансдукция* — перенос фрагмента ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту с помощью бактериофагов.

Половое размножение (половой процесс) — довольно редкое событие у бактерий. Но поскольку число бактерий в каждой колонии огромно, половое размножение наблюдается сравнительно часто. Половое размножение бактерий имеет особое значение.

Надцарство эукариоты

Эукариотическая клетка может быть самостоятельным одноклеточным организмом или частью многоклеточного организма, образуя различные ткани.



I. Оболочка клетки (поверхностный аппарат).

Цитоплазматическая мембрана (плазмолемма) (рис. 13) — состоит из двойного слоя липидов и белков (*жидкостно-мозаичная модель*). Участок молекулы, в котором находится остаток фосфорной кислоты, называют *гидрофильной головкой*; участки, в которых находятся остатки жирных кислот, — *гидрофобными хвостами*. В мембране фосфолипиды располагаются упорядоченно. Гидрофобные хвосты вовнутрь, гидрофильные головки — наружу, к воде. Различные молекулы белка (в среднем 60 %) располагаются на поверхности липидного бислоя или погружены в него на разную глубину с наружной и с внутренней сторон. Различают *периферические белки* (расположены на наружной поверхности), *полуинтегральные* (погружены в липидный бислой на разную глубину) и *интегральные* (пронизывают мембрану насквозь). Они определяют специфические функции мембраны. В состав мембраны могут входить углеводы (до 10 %) — гликопротеины, гликолипиды. Углеводы располагаются на наружной поверхности мембраны. В животных клетках гликопротеины образуют *надмембранный комплекс* — гликокаликс. *Субмембранный комплекс* состоит из микротрубочек и микрофиламентов, образующих цитоскелет.

Функции мембраны: связь с внешней средой, рецепторная, обеспечение клеточных контактов, транспортная, структурная, защитная.

Сравнительная характеристика прокариот и эукариот

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Организмы	Бактерии и цианобактерии (синезеленые водоросли)	Грибы, растения, животные
Размеры клетки	Диаметр 0,5—5 мкм	До 40 мкм, объем клетки больше
Форма клетки	Одноклеточные или нитчатые	Одноклеточные, нитчатые или преимущественно многоклеточные с клеточной дифференцировкой
Наличие ядра	Ядра нет	Морфологически обособленное ядро, отделенное от цитоплазмы мембраной (оболочкой)
Генетический материал	Кольцевая ДНК (нуклеоид) находится в цитоплазме, не ограничена мембраной	Линейные двухцепочечные молекулы ДНК связаны с белками — гистонами, РНК и образуют хромосомы внутри ядра
Организация генома	Имеется до 1,5 тыс. генов. Большинство генов представлены в единственной копии	В зависимости от вида от 5 до 200 тыс. генов. Доля генов, предоставленных в нескольких копиях, достигает 45 %, что повышает надежность работы генома
Плазмиды	Имеются	Имеются у митохондрий и пластид
Наличие ядрышек	Отсутствуют	Имеются
Деление	Бинарное поперечное деление	Митоз, мейоз, амитоз
Клеточная стенка	У бактерий содержит муреин (пептидогликан), у цианобактерий — целлюлозу, пектиновые вещества, немного муреина	У растений — целлюлозная, у грибов — хитиновая, у животных клеточной стенки нет
Капсула или слизистый слой	Имеется у некоторых бактерий	Отсутствует
Жгутики	Простые, не содержат микротрубочек, состоят из одной или нескольких фибрилл. Диаметр 20 нм	Сложные, содержат микротрубочки (9 + 2). Диаметр 200 нм
Цитоплазма	Отсутствие цитоскелета, движения цитоплазмы, эндо- и экзоцитоза	Имеются цитоскелет, движение цитоплазмы, эндо- и экзоцитоз

Окончание

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Цитоплазматические органеллы	Органелл мало. Присутствуют: мезосомы (участвуют в делении и метаболизме), мелкие рибосомы (70S — распределены по цитоплазме и составляют до 40 % массы клетки)	Митохондрии, пластиды, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, клеточный центр, рибосомы (80S в цитоплазме в свободном состоянии или связанном с мембранами ЭПС); в пластидах и митохондриях содержатся рибосомы (70S)
Аэробное клеточное дыхание	У бактерий — в мезосомах; у цианобактерий – на цитоплазматических мембранах	Происходит в митохондриях
Метаболизм	Анаэробный или аэробный	Аэробный, редко анаэробный
Фотосинтез	Хлоропластов нет. Происходит на мембранах, не имеющих специфической упаковки	В хлоропластах, содержащих специальные мембраны, собранные в граны
Фиксация азота	Некоторые обладают этой особенностью (азотфицирующие бактерии)	Ни один организм не способен к фиксации азота
Спорообразование	Споры предназначены для перенесения неблагоприятных условий среды, имеют толстую стенку	Свойственно растениям и грибам; простейшим; споры предназначены для размножения

Коэффициент седиментации — 70S, 80S (S — константа седиментации в единицах Сведберга, которая характеризует скорость осаждения частицы при ультрацентрифугировании).

Основное свойство мембраны — избирательная полупроницаемость, которая обеспечивает обмен веществ между клеткой и внешней средой. Процесс прохождения веществ через клеточную мембрану называют *транспортом веществ*. Различают пассивный и активный транспорт. Механизм транспорта веществ в клетке и из нее зависит от размеров транспортируемых частиц (рис. 14). Малые молекулы и ионы проходят через мембрану путем пассивного и активного транспорта. Перенос макромолекул и крупных частиц осуществляется за счет образования окруженных мембраной пузырьков и называется *эндо-* и *экзоцитозом*.

Пассивный транспорт происходит без затрат энергии из области с высокой в область низкой концентрации веществ, то есть по градиенту концентраций. Виды пассивного транспорта:

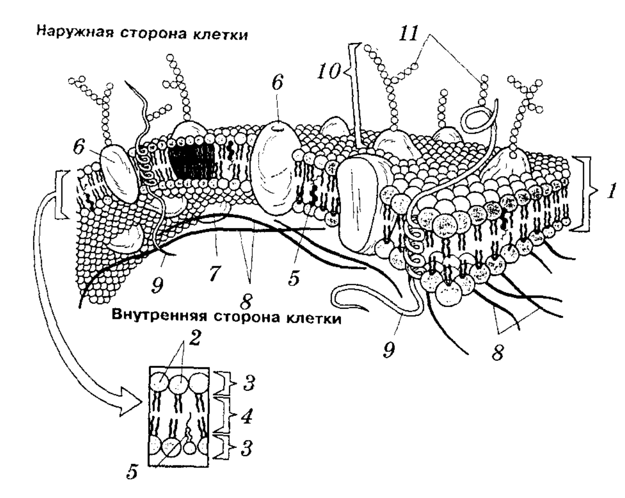


Рис. 13. Строение мембраны клетки: *1* — двойной слой липидов; *2* — фосфолипиды; *3* — гидрофильная полярная головка; *4* — гидрофобный неполярный хвост; *5* — молекула холестерина; *6* — интегральный белок; *7* — периферический белок; *8* — филаменты цитоскелета; *9* — альфа-спиральный белок; *10* — гликопротеин; *11* — углевод

простая диффузия — это транспорт веществ непосредственно через липидный слой (O_2, CO_2);
диффузия через мембранные каналы — транспорт через каналообразующие белки (Na^+, K^+);
облегченная диффузия — транспорт веществ с помощью белков-переносчиков, находящихся в мембране (глюкоза, аминокислоты, нуклеотиды);
осмос — транспорт молекул воды.

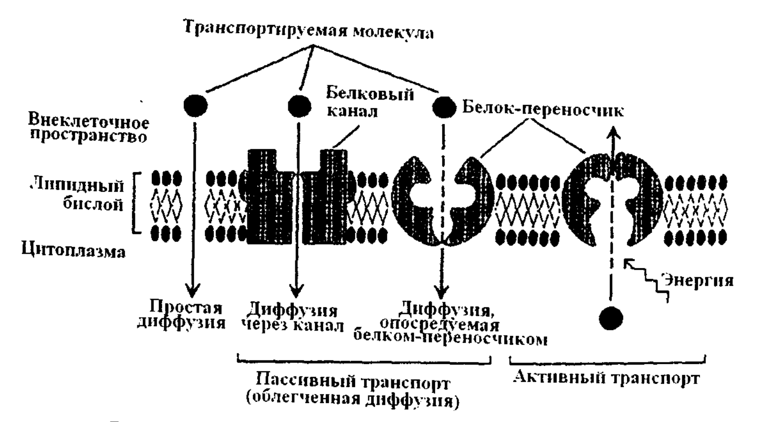


Рис. 14. Схема пассивного и активного транспорта

Активный транспорт — это процесс прохождения веществ с затратами энергии (АТФ) при участии белков-переносчиков против градиентов концентрации.

Натрий-калиевый насос — обеспечивает соотношение ионов Na^+ и K^+ в цитоплазме и во внешней среде. За один цикл работы насос выкачивает из клетки 3 Na^+ и закачивает 2 K^+. В этом процессе принимает участие белок в мембране, выполняющий функцию фермента, расщепляющий АТФ с высвобождением энергии, необходимой для работы насоса.

Эндоцитоз — процесс поглощения клеткой крупных частиц и макромолекул. Различают два типа эндоцитоза: *фагоцитоз* (захват и поглощение крупных частиц) и *пиноцитоз* (захват и поглощение жидкостей). Явление фагоцитоза открыто И. И. Мечниковым в 1882 г. К фагоцитозу способны простейшие, лейкоциты. Пиноцитоз наблюдается в эпителиальных клетках кишечника, в эндотелии кровеносных капилляров.

Экзоцитоз — это процесс выведения веществ из клетки (гормоны, белки, жиры; у простейших — непереваренные остатки пищи).

II. Цитоплазма — основная по массе часть клетки, заключенная между плазматической мембраной и ядром.

Химический состав: вода (60—90 %), органические (белки, нуклеиновые кислоты и др.) и неорганические соединения (минеральные соли, продукты метаболизма). Цитоплазма имеет щелочную реакцию. Характерно постоянное движение (*циклоз*).

1. *Цитоплазматический матрикс (гиалоплазма, цитозоль)* — основное вещество цитоплазмы. Представляет собой бесцветный коллоидный раствор с ферментативными системами.

Функции: внутриклеточные взаимодействия, растворитель, среда для протекания процессов обмена веществ и энергии, транспорт и др.

2. *Клеточные органеллы (органоиды)* — постоянные, обязательные структурные компоненты цитоплазмы, обладающие определенным химическим составом, строением и выполняющие специфические функции. Имеются органеллы общего и специального назначения.

Органеллы общего назначения: эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, митохондрии, рибосомы, лизосомы, клеточный центр, пластиды. *Органеллы специального назначения* — жгутики, реснички, миофибриллы, нейрофибриллы.

3. *Клеточные включения* — непостоянные структурные компоненты цитоплазмы различной химической природы. Они содержат вещества, которые могут накапливаться или удаляться из клетки. К ним относятся капли жира, крахмал, гликоген, эфирные масла, соли кислот и другие вещества.

III. Ядро — обязательный компонент эукариотических клеток (исключение — эритроциты млекопитающих, ситовидные трубки покрытосеменных и другие, утратившие ядра на ранних стадиях развития). Как

Классификация органелл

Клеточные органеллы	Строение	Функции
Одномембранные органеллы		
Эндоплазматическая сеть (ЭПС)	Система мембран, образующих трубочки, канальцы, цистерны, пронизывающая цитоплазму и контактирующая с мембранами клетки	Соединяет все клеточные мембранные структуры в единую систему; пространственно разделяет клетку на отсеки с разными ферментными системами; транспорт веществ; строительная (образование лизосом);
гладкая (агранулярная)	Рибосом нет	биосинтез липидов и углеводов
шероховатая (гранулярная)	Мембраны покрыты рибосомами (1)	биосинтез белка
Комплекс Гольджи (пластинчатый комплекс, или аппарат Гольджи)	Система уплощенных мембранных цистерн и пузырьков (вакуолей, микровакуолей). Располагается около ядра	Накопление и транспорт продуктов секреции; синтез углеводов и липидов; секреция белков, липидов, углеводов; строительная (образование лизосом, плазматической мембраны)
Лизосомы: первичные (1)	Пузырьки, ограниченные мембраной и заполненные ферментами	Внутриклеточное расщепление и переваривание веществ, поступивших в клетку и находящихся в ней; защитная;
вторичные: пищеварительные вакуоли (2, 3, 4)		эндогенное питание;
аутофагосомы (5, 6)		поглощение собственных органелл;
остаточные тельца (7)		остаются непереваренные остатки

Продолжение

Клеточные органеллы	Строение	Функции
	Одномембранные органеллы	
Пероксисомы (микротельца)	Пузырьки, ограниченные мембраной и содержащие ферменты, нейтрализующие токсичные продукты перекисного окисления липидов и перекись водорода	Участие в обменных процессах: нейтрализация токсических продуктов; разложение перекиси водорода
Вакуоли	Полости, заполненные водными растворами. В растительных клетках центральная крупная вакуоль занимает 95 % объема клетки, оттесняя ядро и органеллы к клеточной оболочке. Ограничивающая мембрана называется *тонопластом*, а заполняющая жидкость — *клеточным соком*. В животной клетке — мелкие пищеварительные и выделительные вакуоли осморегуляции	Накопление и хранение воды; регуляция водно-солевого обмена; поддержание тургорного давления; накопление запасных водорастворимых веществ; откладывание пигментов, определяющих окраску цветов и плодов; содержат гидролитические ферменты (как лизосомы)
	Двумембранные органеллы	
Митохондрии	Ограничены двумя мембранами: наружная — гладкая (1); внутренняя (2) — образует складки — кристы (3), на которых располагаются ферменты, участвующие в синтезе АТФ. Внутреннее пространство заполнено матриксом (4). В нем содержатся кольцевые ДНК, РНК, рибосомы (70S), ферменты цикла Кребса	Синтез АТФ; кислородное расщепление органических веществ (клеточное дыхание); синтез белков митохондрий

Продолжение

Клеточные органеллы	Строение	Функции
	Двумембранные органеллы	
Пластиды (характерны для растительных клеток)	Ограничены двумя мембранами: наружная — гладкая (1), внутренняя (2) (диски) — тилакоиды (3), которые собраны в стопки — граны (4). Граны связываются друг с другом уплощенными каналами – ламеллами (5). В мембранах тилакоидов находится зеленый пигмент – хлорофилл. Внутреннее содержимое – строма (6) — содержит кольцевые ДНК, РНК, рибосомы (70S), ферменты цикла Кальвина, зерна крахмала (7)	Фотосинтез: световая фаза происходит на мембранах тилакоидов, темновая — в строме
хлоропласты		Пигмент хлорофилл окрашивает листья, молодые стебли, плоды в зеленый цвет
хромопласты	Содержат пигменты — каротиноиды, придающие желтую, красную и оранжевую окраску	Окрашивание цветов, плодов, листьев
лейкопласты	Бесцветные – пигменты отсутствуют либо находятся в неактивной форме	Запас питательных веществ (крахмала — клубни картофеля)

Продолжение

Клеточные органеллы	Строение	Функции
	Немембранные органеллы	
Рибосомы 1 2	Очень малы и многочисленны, состоят из двух *субъединиц: большой* (1) и *малой* (2). Субъединицы образуются в ядрышке. Химический состав: р-РНК, белки, ионы Mg (поддерживают структуру)	Синтез белка (трансляция)
Клеточный центр (центросома)	Состоит из двух *центриолей*, расположенных перпендикулярно друг к другу, и *центросферы*. Центриоль — цилиндр, стенка которого образована девятью триплетами из трех слившихся микротрубочек	Сборка микротрубочек; участие в образовании митотического веретена деления; обеспечение расхождения хромосом к полюсам клетки во время деления; участие в образовании базальных телец жгутиков и ресничек
Микротрубочки (1) 3 2 1	Цилиндр (1), стенка которого образована *протофиламентами* (2) — из спирально упакованных субъединиц белка тубулина (3)	Участие в образовании клеточного центра, жгутиков, ресничек; формирование цитоскелета
Микрофиламенты	Тонкие нити из белка актина, пронизывающие цитоплазму. Молекулярная организация: двойная спираль из упорядоченных в цепь глобул актина	Структурный организатор цитоплазмы; участвуют в движении клетки и перемещении цитоплазмы; входят в состав сократительного аппарата мышечных элементов (в комплексе с миозином и другими белками мышц)

Окончание

Клеточные органеллы	Строение	Функции
	Органеллы специального назначения	
Реснички	Многочисленные выросты цитоплазмы на поверхности клетки	Передвижение: инфузории, эпителий дыхательных путей
Жгутики	Единичные выросты цитоплазмы Образованы 9 парами микротрубочек по периферии и 1 парой в центре	Эвглена, сперматозоиды
Миофибриллы	Состоят из актиновых и миозиновых миофиламентов	Сокращение мышечных волокон

правило, имеется одно ядро, но встречаются двуядерные и многоядерные клетки: инфузории, клетки костного мозга, печени, поперечно-полосатых мышц. Форма ядра округлая или овальная. Диаметр от 3 до 20 мкм.

Общая схема строения ядра

1. *Ядерная оболочка (кариолемма)* — представлена двумя мембранами, между которыми имеется узкая щель *(перинуклеарное пространство)*. В некоторых местах мембраны сливаются друг с другом, образуя поры, через которые происходит обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Выросты наружной ядерной мембраны соединяются с каналами ЭПС, образуя единую систему сообщающихся каналов.

2. *Ядерный сок (кариоплазма или нуклеоплазма)* — внутреннее содержимое ядра, в котором располагаются хроматин, ядрышки (одно или несколько), белки, свободные нуклеотиды, соли, ионы и т. д.

3. *Ядрышки* — непостоянные образования ядра округлой формы (1—10), исчезающие в конце профазы и восстанавливающиеся после окончания деления в телофазе. Образуются ядрышки на определенных участках хромосом, несущих информацию о структуре р-РНК. Такие участки называются *ядрышковым организатором* и содержат многочисленные копии генов, кодирующих р-РНК. Из р-РНК и белков (поступающих из цитоплазмы) формируются субъединицы рибосом, которые затем поступают в цитоплазму, где и завершается сборка рибосом.

Хроматиновые структуры:

Хроматин и хромосомы — две формы существования одного материала: в ядрах неделящихся клеток — хроматин, в делящихся митозом или мейозом — хромосомы.

Химический состав: ДНК (в форме дезоксирибонуклеопротеида); гистоновые, негистоновые белки; ферменты (ДНК-полимераза и др.); и-РНК, т-РНК, минеральные компоненты.

В зависимости от функционального состояния хроматина различают гетерохроматин и эухроматин. *Гетерохроматин* — генетически неактивные участки хроматина. Под световым микроскопом он имеет вид глыбок или гранул, интенсивно окрашивается и представляет собой конденсированные (спирализованные) участки хроматина. *Эухроматин* — генетически активные участки хроматина, при световой микроскопии неразличим, слабо окрашивается и представляет собой деконденсированные (деспирализованные, раскрученные) участки хроматина.

Хромосомы (от греч. *chroma* — цвет, краска, и *soma* — тело); термин предложен в 1888 г. немецким ученым Вильгельмом Вальдейером) — представляют собой конденсированный хроматин во время митоза или мейоза. Основу хромосомы составляет двухцепочечная молекула ДНК, которая подвергается укладке, приобретая определенную трехмерную структуру, или конформацию. Выделяют несколько уровней пространственной укладки — *компактизации ДНК* (см. раздел «Генетика»).

Хромосомы изучаются в метафазе митоза. Метафазная хромосома состоит из двух *хроматид* (рис. 15). Имеется *первичная перетяжка*, или *центромера*, которая делит хромосому на *плечи*. Некоторые хромосомы имеют *вторичную перетяжку* и *спутник* (участок короткого плеча, отделяемый вторичной перетяжкой). Концы хромосом называются *теломерами*.

Рис. 15. Хромосомы:
1 — метацентрическая; *2* — субметацентрическая; *3*, *4* — акроцентрические. Строение хромосомы: *5* — центромера; *6* — вторичная перетяжка; *7* — спутник; *8* — хроматиды; *9* — теломеры

Функции ядра: хранение наследственной информации и передача ее дочерним клеткам и контроль процессе деления, регуляция и контроль процессов жизнедеятельности клетки, участие в синтезе белка (транскрипция), место образования субъединиц рибосом.

Различные типы эукариотических клеток

Эукариотические организмы делят на три царства: растений, животных и грибов.

Рассмотрев общий план строения клетки (рис. 16, 17), можно выделить отличительные особенности растительной и животной клетки (клетки грибов рассматриваются в разделе «Ботаника»).

Сравнение строения растительной и животной клеток

Признаки	Растительная клетка	Животная клетка
Пластиды	Хлоропласты, хромопласты, лейкопласты	Отсутствуют
Способ питания	Автотрофный (фототрофный, хемотрофный)	Гетеротрофный (сапротрофный, паразитический)
Синтез АТФ	В хлоропластах, митохондриях	В митохондриях
Расщепление АТФ	В хлоропластах и всех частях клетки, где необходимы затраты энергии	Во всех частях клетки, где необходимы затраты энергии
Клеточный центр	У низших растений	Во всех клетках
Целлюлозная клеточная стенка	Расположена снаружи от клеточной мембраны	Отсутствует
Включения	Запасные питательные вещества в виде зерен крахмала, белка, капель масла; вакуоли с клеточным соком; кристаллы солей	Запасные питательные вещества в виде зерен и капель (жиры, углевод гликоген); конечные продукты обмена, кристаллы солей; пигменты
Вакуоли	Крупные полости, заполненные клеточным соком – водным раствором различных веществ, являющихся запасными или конечными продуктами. Осмотические резервуары клетки	Сократительные, пищеварительные, выделительные вакуоли. Обычно мелкие
Связь между клетками	Плазмодесмы	Перенос через мембраны, клеточные контакты
Деление цитоплазмы при митозе и мейозе	Клеточная перегородка строится в центробежном направлении	Перетяжка образуется в центростремительном направлении
Гликокаликс на наружной мембране	Отсутствует	Имеется

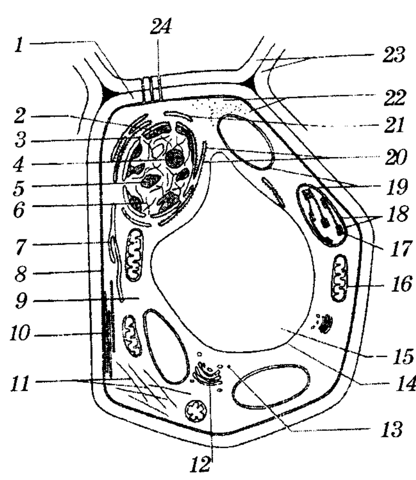


Рис. 16. Строение растительной клетки: *1* — клеточная стенка; *2* — ядерная оболочка; *3* — ядерная пора; *4* — ядрышко; *5* — ядро; *6* — хроматин; *7* — гладкий эндоплазматический ретикулум; *8* — плазматическая мембрана; *9* — цитоплазма; *10* — микротрубочки; *11* — микрофиламенты; *12* — аппарат Гольджи; *13* — лизосома; *14* — тонопласт; *15* — клеточный сок; *16* — митохондрия; *17* — грана; *18* — мембрана хлоропласта; *19* — хлоропласт; *20* — рибосомы с эндоплазматическим ретикулумом; *21* — шероховатый эндоплазматический ретикулум; *22* — свободные рибосомы; *23* — клеточная стенка соседних клеток; *24* — плазмодесмы

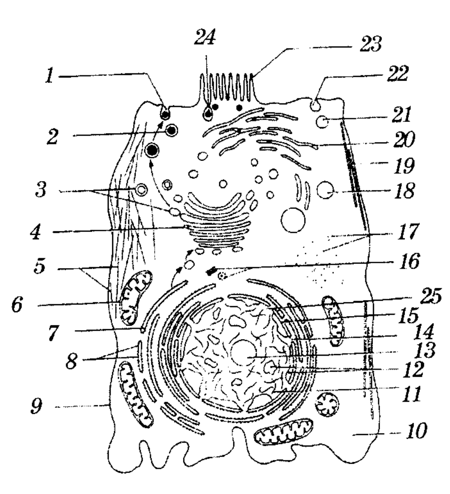


Рис. 17. Строение животной клетки: *1* — экзоцитоз; *2* — секреторный пузырек; *3* — пищеварительная вакуоль; *4* — аппарат Гольджи; *5* — микрофиламенты; *6* — митохондрии; *7* — шероховатый эндоплазматический ретикулум; *8* — рибосомы, связанные с эндоплазматическим ретикулумом; *9* — плазматическая мембрана; *10* — цитоплазма; *11* — эухроматин; *12* — гетерохроматин; *13* — ядрышко; *14* — ядерная пора; *15* — ядерная оболочка; *16* — две центриоли, расположенные под прямым углом друг к другу; *17* — свободные рибосомы; *18* — лизосома; *19* — микротрубочки; *20* — гладкий эндоплазматический ретикулум; 21 — пиноцитозный пузырек; *22* — пиноцитоз; *23* — микроворсинка; *24* — поглощение или секреция у основания микроворсинок; *25* — ядро

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ

Все живые организмы, обитающие на Земле, являются открытыми системами, для которых характерен непрерывно протекающий обмен веществ и энергии с окружающей средой.

Обмен веществ и энергии — основное свойство живого. Все процессы жизнедеятельности (рост, развитие, размножение и др.) невозможны без получения из окружающей среды в процессе питания веществ (строительного материала) и энергии, необходимых для построения химических соединений организма, а также для совершения различной работы.

Совокупность реакций обмена, протекающих в организме, называется *метаболизмом*.

Метаболизм включает в себя два процесса:

1. *Анаболизм* (ассимиляция, пластический обмен) — совокупность эндотермических реакций биосинтеза, которые приводят к образованию сложных веществ из более простых (синтез белка, гликогена; фотосинтез, хемосинтез).
2. *Катаболизм* (диссимиляция, энергетический обмен) — совокупность экзотермических реакций распада и окисления высокомолекулярных веществ до более простых.

Эти процессы взаимосвязаны во времени и пространстве, являются звеньями метаболизма. Реакции биосинтеза невозможны без энергии, которая выделяется в реакциях энергетического обмена. Реакции диссимиляции не идут без ферментов, образующихся в реакциях пластического обмена.

По типу питания все живые организмы подразделяют на:

1. *Автотрофные* — способные синтезировать органические вещества из неорганических.

   Фотосинтетики (фотоавтотрофы) — к ним относятся зеленые растения и фотосинтезирующие бактерии, которые используют энергию солнечного света. Все остальные живые существа используют энергию, заключенную в химических связях.

   Хемосинтетики (хемоавтотрофы) — к ним относятся некоторые бактерии, которые используют энергию, выделяющуюся при окислении неорганических соединений (сероводорода, аммиака, железа и др.).

2. *Гетеротрофные* — животные, грибы, незеленые растения, большинство бактерий, не способных самостоятельно синтезировать органические вещества и использующих энергию химических связей готовых органических соединений.

   Сапрофиты (сапротрофные организмы) — питаются органическими веществами мертвых тел (бактерии, грибы).

   Паразиты (паразитические организмы) — питаются органическими веществами живых организмов (болезнетворные бактерии, паразитические растения, грибы, животные).

3. *Миксотрофные организмы* (эвглена зеленая, насекомоядные растения) — могут питаться как автотрофно, так и гетеротрофно.

По способу поступления питательных веществ организмы разделяют на *голозойные* — захватывающие пищевые частицы и *голофитные* — всасывающие растворенные вещества.

По отношению к кислороду различают:

Аэробные организмы (туберкулезная палочка) — дышат кислородом, необходимым для окислительно-восстановительных реакций при тканевом дыхании.

Анаэробные организмы — используют вместо кислорода другие окислители. Они делятся на *нестрогие* (дифтерийная палочка) и *строгие* (возбудители столбняка, гангрены; почвенные бактерии).

Таким образом, поток веществ и энергии обеспечивает самообновление и самовоспроизведение организмов.

Фотосинтез

Фотосинтез — это процесс преобразования солнечной энергии в потенциальную энергию химических связей органических веществ. Это также:

процесс образования органических веществ при участии энергии света. Он свойственен клеткам, содержащим специальные фотосинтезирующие пигменты, главным из которых является хлорофилл;

единственный процесс в биосфере, ведущий к запасанию энергии за счет ее внешнего источника;

звено биогеохимических циклов на Земле и основа всех цепей питания. Запасенная в продуктах энергия — основной источник энергии для человечества.

Ежегодно в результате фотосинтеза на Земле образуется 150 млрд тонн органического вещества (первичная продукция) и выделяется 200 млрд тонн свободного кислорода. Круговорот кислорода, углерода и других элементов, вовлекаемых в фотосинтез, поддерживает современный состав атмосферы, необходимый для существования на Земле современных форм жизни. Фотосинтез препятствует увеличению концентрации CO_2, предотвращая перегрев Земли вследствие так называемого «парникового эффекта».

Фотосинтез в растениях осуществляется в хлоропластах. Он включает два этапа, последовательно связанные между собой:

I. Этап поглощения и преобразования энергии *(световой процесс)*.

II. Этап превращения веществ *(темновой процесс)*.

Два процесса фотосинтеза выражаются отдельными обобщенными уравнениями.

I. $12H_2O$ + энергия света $\rightarrow 12H_2 + 6O_2\uparrow$ + энергия АТФ (световой процесс).

II. $6CO_2 + 12H_2$ + энергия АТФ $\rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2\uparrow$ (темновой процесс).

Обобщенное уравнение фотосинтеза:

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow[\text{хлорофилл}]{\text{энергия света}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2\uparrow$$

Световой процесс происходит *в тилакоидах хлоропластов, темновой — в строме*, то есть эти процессы пространственно разобщены.

Пластиды характерны только для растений. Они не найдены у грибов и у животных, за исключением фотосинтезирующих простейших. В зависимости от окраски, связанной с наличием или отсутствием пигментов, различают три основных типа пластид: *хлоропласты* (зеленого цвета), *хромопласты* (желтого, оранжевого, красного цвета), *лейкопласты* (бесцветные). Одни пластиды могут превращаться в другие. Строение пластид можно рассмотреть на примере хлоропластов.

Хлоропласты — это двумембранные органоиды, внутренняя мембрана которых образует *тилакоиды*, формирующие *граны*, между которыми находится *строма*. В мембранах тилакоидов находятся пигменты (хлорофилл, каротиноиды и др.). В строме содержатся ферменты и рибосомы. Генетический аппарат представлен циклическими молекулами ДНК. Это полуавтономные органеллы, способные синтезировать собственные белковые молекулы. Основная функция хлоропластов — фотосинтез, а также синтез АТФ и АДФ (фосфорилирование), синтез и гидролиз липидов, ассимиляционного крахмала и белков, откладывающихся в строме.

В основе строения хлорофиллов лежит *Mg-порфириновый скелет*. Его составляют порфириновая «головка» с атомами Mg в центре (гидрофильна, лежит на поверхности мембраны) и фитольный «хвост» (гидрофобный, удерживает молекулу хлорофилла в мембране).

Существует несколько модификаций хлорофиллов (a, b, c, d), отличающихся спектрами поглощения. Все растения в качестве основного пигмента содержат сине-зеленый *хлорофилл а*, а в качестве дополнительных — зелено-желтый *хлорофилл b*.

В хлоропластах хлорофилл и другие пигменты, погруженные в тилакоиды, собраны в функциональные единицы (по 250—400 молекул), называемые *фотосистемами*.

Имеются два типа фотосистем: ФС-I и ФС-II. Каждая фотосистема содержит 250—400 молекул пигментов. Все пигменты фотосистемы могут поглощать частицы световой энергии (фотоны, кванты света), но только одна молекула хлорофилла этой системы может использовать поглощенную энергию в фотохимических реакциях. Эта молекула называется *реакционным центром*, а другие молекулы пигментов называются *антеннами*, так как улавливают энергию света, подобно антеннам, для последующей передачи реакционному центру.

В ФС-I реакционный центр образован молекулой хлорофилла а, обозначаемой P_{700}, где 700 — оптимум поглощения в нм. В ФС-II реакционный центр также образован молекулой хлорофилла а, обозначаемой P_{680}, где оптимум поглощения лежит в районе 680 нм. Фотосистемы I и II работают синхронно и непрерывно, но ФС-I может функционировать отдельно.

Сравнительная характеристика работы двух фотосистем при фотосинтезе

Фотофосфорилирование	Нециклическое	Циклическое
Участвующие фотосистемы	Фотосистемы I, II	Фотосистема I
Путь электронов	Нециклический	Циклический
Первый донор электронов	Вода	Фотосистема I
Последний акцептор	$НАДФ^+$	Фотосистема I
Продукты реакции	АТФ, НАДФН, кислород	АТФ

I. *Световая фаза* протекает на свету на мембранах тилакоидов при участии хлорофилла, белков — переносчиков электронов и фермента — АТФ-синтетазы (рис. 18).

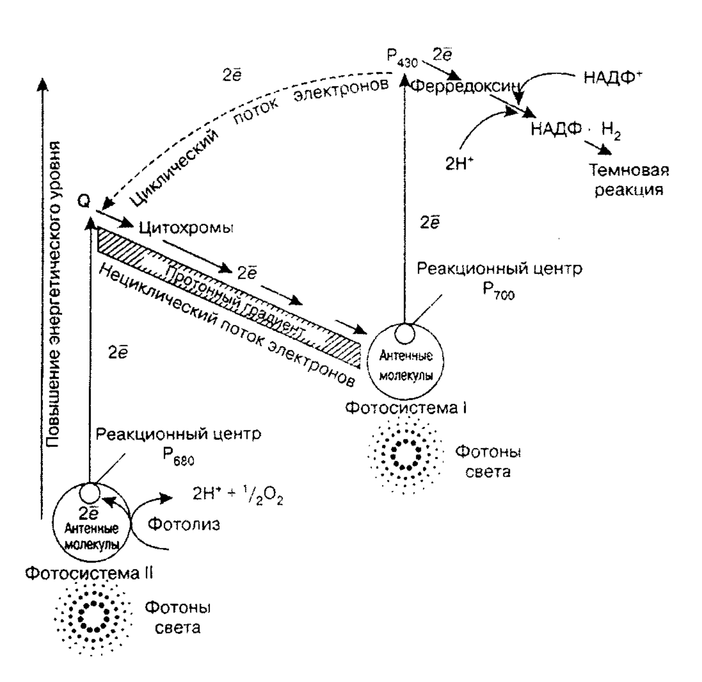


Рис. 18. Световая фаза фотосинтеза

Включает следующие процессы: *нециклическое фотофосфорилирование (Z-схема)*; *циклическое фотофосфорилирование; фотолиз воды.*

Все молекулы пигментов улавливают энергию солнечного света и передают ее на молекулы реакционного центра P_{680}, при этом 2ē переходят на более высокий энергетический уровень и улавливаются акцептором Q. От акцептора начинается электронный поток, в котором электроны «спускаются» по электронно-транспортной цепи к фотосистеме I. Компоненты этой цепи — цитохромы (белки, содержащие железо и серу), хиноны (фенольные соединения) и пластоцианин (белок, содержащий медь). При этом происходит *фотофосфорилирование*, то есть синтез из АДФ и остатка фосфорной кислоты молекулы АТФ.

Молекула P_{680}, потерявшая свои электроны, восстанавливается за счет электронов донора, которым является вода. Происходит *фотолиз* — светозависимое расщепление воды. Ферменты, ответственные за фотолиз воды, располагаются на внутренней стороне мембраны тилакоидов. Фотолиз воды участвует в создании градиента протонов через мембрану, где высокая концентрация протонов оказывается во внутреннем пространстве тилакоидов. Протонный градиент способствует синтезу АТФ.

В фотосистеме I энергия света от антенных пигментов поступает в реакционный центр P_{700}. Возбужденные электроны передаются на электронный акцептор P_{430} (белок, содержащий железо и серу). P_{430} передает свои электроны на другой железосодержащий белок — ферредоксин, а последний на кофермент НАДФ⁺, который восстанавливается до НАДФH_2. Молекула P_{700} в ходе процесса окисляется, но затем восстанавливает потерянные электроны за счет электронов, поступающих по электронно-транспортной цепи от ФС-II.

Однонаправленный поток называется *нециклическим потоком электронов*, а образование АТФ — *нециклическим фотофосфорилированием.*

ФС-I может работать независимо от ФС-II. Этот процесс называют циклическим потоком электронов. В ходе него не происходит фотолиз воды, выделение O_2 и образование НАДФH_2, однако образуется АТФ. Так как синтез АТФ связан с *циклическим потоком электронов*, его называют *циклическим фотофосфорилированием.* У эукариотических клеток он осуществляется редко, однако у фотосинтезирующих бактерий лежит в основе процессов анаэробного фотосинтеза.

Таким образом, *конечными соединениями световой фазы* являются: АТФ, восстановленный НАДФH_2, O_2.

Свободный кислород поступает в атмосферу, АТФ и НАДФH_2 транспортируются в строму хлоропласта и участвуют в процессах темновой фазы.

II. *Темновая фаза* протекает в строме хлоропласта и может происходить не только на свету, но и в темноте. Химическая энергия (в виде АТФ), запасенная в ходе световой реакции, используется для восстановления углерода. Реакции темновой фазы представляют собой цепочку последовательных преобразований углекислого газа, приводящую к образованию глюкозы и других органических веществ.

В составе хлоропластов имеется фермент (рибулозо-1,5-бифосфаткарбоксилаза), который катализирует соединение молекулы углекислого газа с производным пятиуглеродного сахара — рибозы с *рибулозобифосфатом (РБФ)*. Одна молекула РБФ соединяется с молекулой CO_2 с образованием *шестиуглеродной молекулы [C_6]*, которая непрочна и быстро распадается на две трехуглеродные молекулы *фосфоглицериновой кислоты, ФГК (C_3)*. Затем происходит цикл реакций, в которых через ряд промежуточных продуктов фосфоглицериновая кислота преобразуется в две молекулы *фосфоглицероальдегида (ФГА)*, затем одна молекула ФГА идет на регенерацию РБФ, а вторая — на образование глюкозы. В этих реакциях используются энергия АТФ и НАДФН, образованных в световой фазе. Цикл этих реакций получил название «цикл Кальвина» (рис. 19).

Суммарное уравнение синтеза глюкозы:

$$6CO_2 + 12НАДН + 18АТФ \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 12НАД+ + 18АДФ + 18Ф + 6H_2O$$

Кроме глюкозы, в процессе фотосинтеза из ФГК образуются другие мономеры сложных органических соединений — аминокислоты, глицерин, жирные кислоты, нуклеотиды.

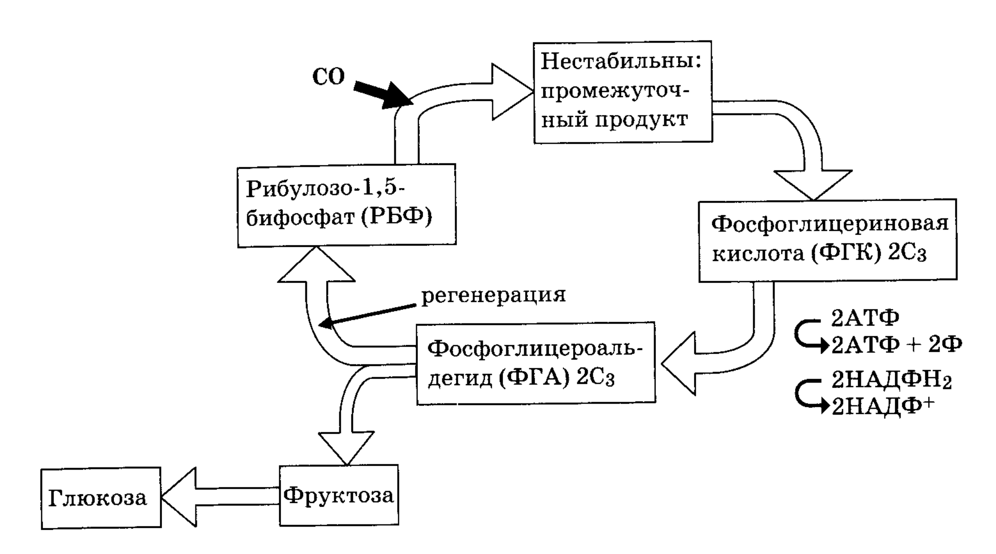


Рис. 19. Цикл Кальвина

Факторы, влияющие на фотосинтез

Свет — скорость фотосинтеза прямо пропорциональна интенсивности света; при повышении интенсивности скорость фотосинтеза замедляется, так как разрушаются молекулы хлорофилла. *Время*: чем больше период освещенности, тем дольше продолжается фотосинтез.

Концентрация углекислого газа (в норме в атмосфере содержится 0,03–0,04 %); при концентрации CO_2 до 0,1 % повышается скорость темновых реакций фотосинтеза.

Вода — субстрат фотосинтеза; при уменьшении содержания воды закрываются устьица, и CO_2 не может диффундировать.

Температура — оптимальная температура для фотосинтеза +25 °С (для растений средней полосы); снижение приводит к замедлению работы ферментов.

Достаточная *концентрация хлорофилла*.

Необходимо достаточное минеральное питание (Mn, Fe, Mg, N и др.).

Космическая роль растений (описана К. А. Тимирязевым) заключается в том, что растения — единственные организмы, усваивающие солнечную энергию и аккумулирующие ее в виде потенциальной химической энергии органических соединений. Выделяющийся O_2 поддерживает жизнедеятельность всех аэробных организмов. Из кислорода образуется озон, который защищает все живое от ультрафиолетовых лучей. Растения использовали из атмосферы громадное количество CO_2, избыток которого создавал «парниковый эффект», и температура планеты понизилась до нынешних значений.

Хемосинтез

Кроме фотосинтеза, существует еще одна форма автотрофной ассимиляции — хемосинтез, наблюдаемый у некоторых бактерий. Такие бактерии называются *хемосинтетиками*.

Хемосинтез — это способность хемосинтетиков при окислении неорганических веществ использовать выделившуюся энергию для образования органических веществ, идущих на построение клеток своего тела. Хемосинтетики, в отличие от фотоавтотрофов, используют в процессе синтеза не солнечный свет, а энергию экзотермических реакций.

Русский микробиолог С. И. Виноградский в 1889 г. впервые доказал существование в природе автотрофных незеленых организмов (нитрифицирующих бактерий) и описал сущность процесса хемосинтеза.

1. *Нитрифицирующие бактерии*. Распространены в почве и в различных водоемах. Добывают энергию путем окисления аммиака и азотистой кислоты, играют важную роль в круговороте азота в природе. Выделяют во внешнюю среду ферменты, которые катализируют окисление субстратов:
   — аммиак (субстрат) окисляется до азотистой кислоты и энергии:
   $$2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + E;$$
   — азотистая кислота окисляется до азотной кислоты и энергии:
   $$2HNO_2 + O_2 \leftrightarrow 2HNO_3 + E.$$
2. *Бесцветные серобактерии*. Распространены в водоемах, вода которых содержит сероводород. Добывают энергию для синтеза органических соединений из углекислого газа, окисляя сероводород.
   $$2H_2S + O_2 \rightarrow 2H_2O + 2S + E$$
   При недостатке сероводорода серобактерии производят дальнейшее окисление свободной серы до серной кислоты.
   $$2S + 3O_2 + 2H_2O \rightarrow 2H_2SO_4 + E$$
3. *Железобактерии*. Образуют болотную железную руду.
   $$4Fe^{2+} + O_2 + 4H^+ \rightarrow 4Fe^{3+} + 2H_2O + E$$
4. *Водородные бактерии*. Распространены в почве. Окисляют водород, образующийся при анаэробном разложении органических остатков микроорганизмами почвы.
   $$2H_2 + O_2 \rightarrow 2H_2O + E$$

Энергетический обмен

Энергетический обмен (катаболизм, или диссимиляция) — это совокупность реакций ферментативного расщепления органических веществ,

сопровождающихся выделением энергии. Конечными продуктами распада являются CO_2, H_2O, АТФ. Энергия, выделяющаяся при разрушении химических связей, запасается в макроэргических связях молекул АТФ и других высокоэнергетических соединений. АТФ — универсальный источник энергообеспечения клетки. Синтез АТФ происходит в клетках всех организмов в процессе *фосфорилирования* — присоединения неорганического фосфата к АДФ.

Превращение веществ и энергии в процессе диссимиляции включает в себя следующие этапы:

I этап — подготовительный. Сложные органические вещества под действием ферментов распадаются на простые (мономеры): *белки до аминокислот; жиры до глицерина и жирных кислот; углеводы (крахмал) до моносахаридов (глюкозы); нуклеиновые кислоты до нуклеотидов и т. д.*

При этом выделяется энергия в виде тепла.

II этап — гликолиз (бескислородный, анаэробный) — многоступенчатый ферментативный процесс расщепления глюкозы до двух молекул пировиноградной кислоты (ПВК, пируват), двух молекул АТФ и восстановленной формы переносчика водорода НАДН, с образованием промежуточных продуктов. Процесс осуществляется в цитоплазме без участия кислорода, с мембранами не связан.

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + 2\text{АДФ} + 2\text{Ф} + 2\text{НАД}^+ \rightarrow \underset{\text{ПВК}}{2C_3H_4O_3} + 2\text{АТФ} + 2\text{НАД} \cdot H_2$$

При этом 40 % энергии запасается в виде АТФ, а 60 % энергии рассеивается в виде тепла.

III. *При отсутствии кислорода:*

у дрожжей и растений происходит спиртовое брожение, при котором сначала образуется уксусный альдегид, а затем этиловый спирт:

$$\underset{\text{ПВК}}{C_3H_4O_3} \rightarrow \underset{\text{уксусный альдегид}}{CH_3COH} + CO_2$$

$$CH_3COH + \text{НАД} \cdot H_2 \rightarrow \underset{\text{этиловый спирт}}{C_2H_5OH} + \text{НАД}^+;$$

у некоторых животных и бактерий при недостатке кислорода происходит молочнокислое брожение в мышечных клетках с образованием молочной кислоты:

$$\underset{\text{ПВК}}{C_3H_4O_3} + \text{НАД} \cdot H_2 \rightarrow \underset{\text{молочная кислота}}{C_3H_6O_3} + \text{НАД}^+$$

В результате гликолиза одной молекулы глюкозы высвобождается 200 кДж, из которых 120 кДж рассеивается в виде тепла, а 80 кДж расходуется на синтез АТФ.

При наличии кислорода гидролиз (кислородный, аэробное дыхание) — полное ферментативное расщепление ПВК до углекислого газа и воды, с образованием 36 молекул АТФ: две молекулы образуются в реакциях цикла Кребса (в матриксе митохондрий) и 34 молекулы — в процессе окислительного фосфорилирования (на внутренней мембране митохондрий, в которую встроены ферменты дыхательной цепи). Наблюдается только у аэробных организмов. Этот процесс включает: *цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)*; заключительную стадию окисления — *электронно-транспортную цепь.*

Пируват поступает в митохондрию и взаимодействует с ферментами матрикса. Здесь происходит дегидрирование (отщепление водорода), декарбоксилирование (отщепление CO_2) и присоединение кофермента А (HS — КоА) с образованием ацетилкофермента А (CH_3CO ~ S-КоА), обладающего высокоэнергетической связью. Это соединение вовлекается в цикл Кребса — цепь последовательных реакций. Ацетил-КоА соединяется с молекулой щавелевоуксусной кислоты (ЩУК), при этом образуется трикарбоновая лимонная кислота. В ходе последующих ферментативных реакций лимонная кислота окисляется, при этом восстанавливаются 3 молекулы НАД^+ до $\text{НАД} \cdot H$, одна молекула ФАД в $\text{ФАД} \cdot H_2$ и образуется молекула гуанозинтрифосфата (ГТФ) с высокоэнергетической фосфатной связью. Энергия ГТФ используется для фосфорилирования АДФ и образования АТФ. Лимонная кислота теряет два углеродных атома, за счет которых образуются две молекулы CO_2. В сумме, в результате семи последовательных ферментативных реакций, лимонная кислота превращается в ЩУК. Образовавшаяся молекула ЩУК соединяется с новой молекулой ацетил-КоА, и цикл повторяется.

В составе лимонной кислоты сгорает присоединившийся остаток ацетил-КоА. При этом образуются углекислый газ, атомы водорода; электроны переносятся на акцепторы НАД^+ и ФАД^{2+}; энергия химических связей углеводов, жиров, белков накапливается в молекулах $\text{НАД} \cdot H_2$, $\text{ФАД} \cdot H_2$ и АТФ.

Дальнейшее окисление $\text{НАД} \cdot H$ и ФАДН_2 происходит в дыхательной цепи митохондрий, на внутренней мембране. Они передают атомы водорода по цепи встроенных в мембрану белков. При этом протоны оказываются на внешней стороне внутренней мембраны и накапливаются в межмембранном пространстве (снаружи мембраны возрастает положительный заряд), а электроны остаются с внутренней стороны мембраны, где соединяются с O_2.

Между внешней и внутренней сторонами мембраны возникает разность потенциалов — *трансмембранный потенциал.* В мембрану встроен фермент *АТФ-синтетаза.* В его молекуле открывается канал, через который могут проходить протоны при разности потенциалов 200 мВ. Протоны начинают проходить канал, движимые силой электрического поля (таким образом, внутри возобновляется содержание протонов, израсходованных на восстановление O^{2-}), и соединяются с протонами.

$$O_2 + 4e^- + 4H^+ \rightarrow H_2O$$

За счет энергии движущихся протонов в молекуле АТФ-синтетазы происходит синтез АТФ из АДФ и Ф.

Общее количество энергии, выделяющейся на этом этапе, — 2600 кДж. 55 % энергии запасается в форме АТФ.

Общая формула анаэробного и аэробного этапов:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 38АДФ + 38Ф \rightarrow 6CO_2 + 38АТФ + 44H_2O$$

Различия между фотосинтезом и аэробным дыханием

Фотосинтез	Аэробное дыхание
Анаболический процесс, в результате которого из простых неорганических соединений синтезируются молекулы углеводов	Процесс диссимиляции, в результате которого молекулы углеводов расщепляются до простых неорганических соединений
Энергия АТФ накапливается и запасается в углеводах	Энергия запасается в виде АТФ
Кислород выделяется	Кислород расходуется
Углекислый газ и вода потребляются	Углекислый газ и вода выделяются
Происходит увеличение органической массы	Происходит уменьшение органической массы
У эукариот процесс протекает в хлоропластах	У эукариот процесс протекает в митохондриях
Происходит только в клетках, содержащих хлорофилл, на свету	Происходит во всех клетках в течение жизни непрерывно

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

Клеточный цикл — это период жизнедеятельности клетки от момента ее появления до последующего деления или смерти. Цикл имеет разную продолжительность в зависимости от тканевой принадлежности и внешних факторов: температуры, питательных веществ, кислорода (у эритроцитов 120 суток; у эпителия кожи 20 суток; у клеток костного мозга 8—12 часов). Компонентом клеточного цикла является *митотический цикл*, который включает период подготовки клетки к делению *(интерфазу)* и собственно деление — *митоз* (средняя продолжительность 6—12 часов).

Интерфаза

Интерфаза — период жизнедеятельности клетки между делениями. Занимает 90 % всего времени клеточного цикла.

Периоды интерфазы:

1. *Пресинтетический (постмитотический)*, или *G_1-период*, в котором происходит подготовка к репликации (самоудвоению) ДНК.

   Он включает: синтез белков, ферментов, необходимых для образования РНК, и веществ, входящих в состав ДНК; синтез РНК; образование рибосом; синтез АТФ; образование органелл — митохондрий, хлоропластов (у растений), ЭПС, лизосом, аппарата Гольджи, вакуолей, пузырьков; рост клетки до «критической массы цитоплазмы»; образование веществ, подавляющих или стимулирующих начало следующей фазы.

   Хромосома пресинтетического периода — *однохроматидная*, с генетическим набором *2n2c*, где *n* — число хромосом, *c* — количество ДНК.

2. *Синтетический, или S-период*, в котором происходит репликация ДНК полуконсервативным способом (см. раздел «Генетика»).

   В начале периода хромосомы — *однохроматидные* (образованы одной хроматидой, *2n2c*). После репликации ДНК — *двухроматидные* (состоят из двух одинаковых хроматид, *2n4c*).

   Синтез белков (гистонов), участвующих в формировании структуры хромосом.

3. *Постсинтетический (предмитотический)*, или *G_2-период*, в котором происходит подготовка клетки к делению.

   Включает в себя: синтез белка; образование митотического аппарата; синтез АТФ; синтез РНК; синтез белков, определяющих деление клетки; увеличение массы цитоплазмы; резкое возрастание объема ядра.

   Хромосома — двухроматидная, с генетическим набором *2n4c*.

Митоз

Митоз — это непрямое деление клетки, при котором происходит равномерное распределение наследственного материала между дочерними клетками (рис. 20).

Особенности митоза: основной способ деления эукариотической клетки; веретено деления образуется; удвоение и равномерное распределение генетического материала; равномерное деление цитоплазмы.

Биологическое значение митоза — обеспечение точной передачи наследственной информации каждому из дочерних ядер. Число хромосом в обеих дочерних клетках равно числу хромосом материнской клетки.

Митоз включает четыре фазы: *профаза*, *метафаза*, *анафаза*, *телофаза*. По времени занимает в среднем 10 % от времени митотического цикла.

1. *Профаза (2n4c)* — самая продолжительная фаза митоза, в которой происходит конденсация хромосом и формирование митотического аппарата.

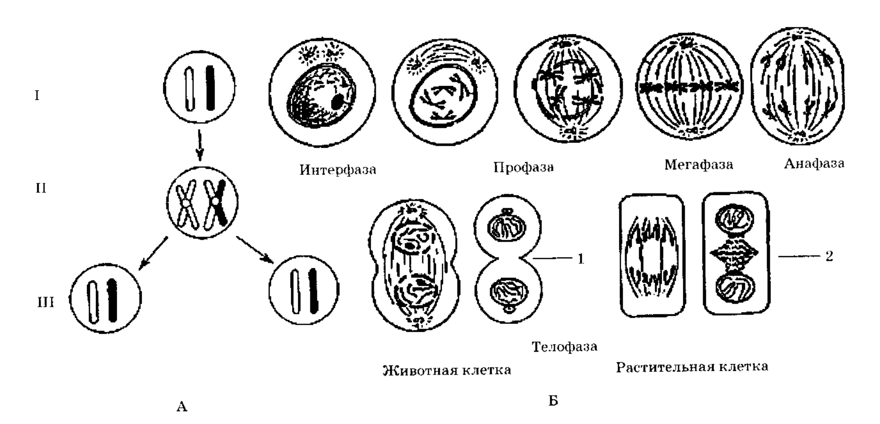


Рис. 20. *А* — общая схема митоза: I — материнские хромосомы 2n2c; II — хромосомы, состоящие из двух хроматид после G2-периода 2n4c; III — дочерние хромосомы 2n2c. *Б* — схема митоза в животной и растительной клетках: *1* — перетяжка; *2* — клеточная перегородка

Во время профазы происходит: спирализация хромосом; разрушение ядерной оболочки и ядрышек; формирование митотического аппарата: расхождение центриолей к противоположным сторонам (полюсам клетки), между которыми образуется веретено деления.

2. *Метафаза (2n4c)* — выстраивание двухроматидных хромосом в экваториальной плоскости (метафазная пластинка). Во время метафазы происходит: движение хромосом к веретену, прикрепление их кинетохоров (центриолей) к нитям митотического аппарата; выстраивание хромосом по экватору веретена деления клетки.

3. *Анафаза (4n4c)* — стадия расхождения хроматид к полюсам клетки. При этом происходит: деление центромер; образование однохроматидных дочерних хромосом, которые движутся к противоположным полюсам митотического аппарата; в клетке находится два диплоидных набора.

4. *Телофаза (4n4c — 2n2c в каждой клетке)*. В ней происходит: разрушение митотического аппарата; разделение клетки (цитокинез); дочерние хромосомы деспирализуются; образование ядерных мембран; восстановление ядрышек.

Деление цитоплазмы *(цитокинез)*

В животных клетках происходит за счет впячивания мембраны (от периферии к центру) и образования борозды деления.

В растительных клетках — за счет клеточной перегородки (от центра к периферии) в экваториальной плоскости.

В результате из клетки с набором *4n4c* образуются две дочерние клетки с набором генетического материала *2n2c* каждая.

Значение митоза. Митоз обеспечивает:

1. Постоянство хромосомного набора в ряду поколений клеток.
2. Точную передачу наследственной информации.

3. Увеличение числа клеток, т. е. механизм роста и развития организма.
4. Способ регенерации клеток.
5. Является основой бесполого размножения.

Патология митоза. Нарушение нормального течения и неправильное распределение хромосом между дочерними клетками приводит к возникновению клеток с несбалансированными кариотипами (мутациям).

Формы патологии:

1. Повреждение хромосом под действием ядов (метанол, колхицин). При этом возникает нарушение целостности хромосом, приводящее к неправильному расхождению их к полюсам.
2. Повреждение митотического аппарата приводит к неравномерному распределению хромосом между дочерними клетками.
3. Нарушение цитокинеза — возникновение преждевременного или позднего образования борозд деления.

Амитоз — это прямое деление клетки надвое, путем перетяжки.

Особенности амитоза: ядро находится в интерфазном состоянии; хромосомы не выявляются; веретено деления не образуется; равномерного распределения генетического материала не происходит (из одной клетки образуются две не идентичные друг другу); возникают дву- и многоядерные клетки; образовавшиеся клетки делиться митотически не могут.

В норме у человека амитоз встречается в клетках специализированных тканей (зародышевые оболочки, фолликулярные клетки яичника), при необходимости быстрого восстановления тканей (после операций, травм и т. д.), в отживших стареющих клетках и др.

При патологии у человека встречается в «патологически измененных» и обреченных на гибель клетках, не способных в дальнейшем дать клетки полноценные (воспаления, злокачественный рост при опухолях).

Мейоз

Мейоз — это редукционное деление, в результате которого происходит редукция числа хромосом с диплоидного (2n) до гаплоидного (n).

Мейоз — способ деления, возникновение которого связано с появлением полового размножения (созревание гамет), поэтому его называют делением созревания. Он происходит при образовании гамет у животных и спор у растений, грибов и включает два последовательных деления ядра. В каждом

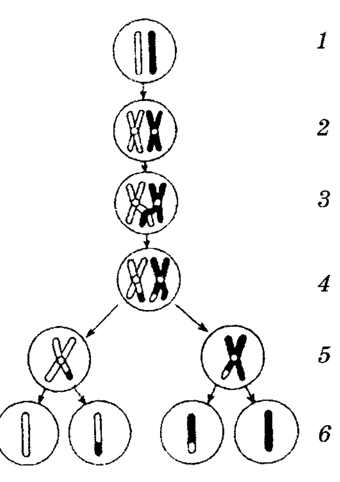


Рис. 21. Схема мейоза: *1* — материнские хромосомы; *2* — хромосомы, состоящие из двух хроматид после G_2-периода; *3* — конъюгация; *4* — кроссинговер; *5* — первое мейотическое деление; *6* — второе мейотическое деление

делении выделяют четыре стадии: профаза, метафаза, анафаза, телофаза с индексами I или II (рис. 21).

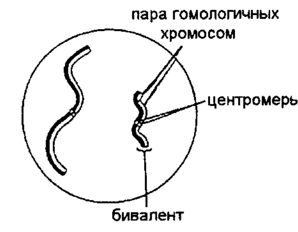
Первое деление мейоза (редукционное)

Интерфаза I (2n2c → 2n4c) — происходит увеличение числа органелл, синтез веществ и накопление энергии, необходимых для деления, увеличение размеров клетки, удвоение центриолей, репликация ДНК. Каждая хромосома представлена парой хроматид, соединенных центромерой.

Профаза I (2n4c) — самая продолжительная фаза, включающая пять стадий:

1. *Лептотена* — начинается спирализация хромосом. Хромосомы становятся видимыми в микроскоп, как длинные тонкие нити. Каждая хромосома состоит из двух хроматид. В ядре виден диплоидный набор хромосом.

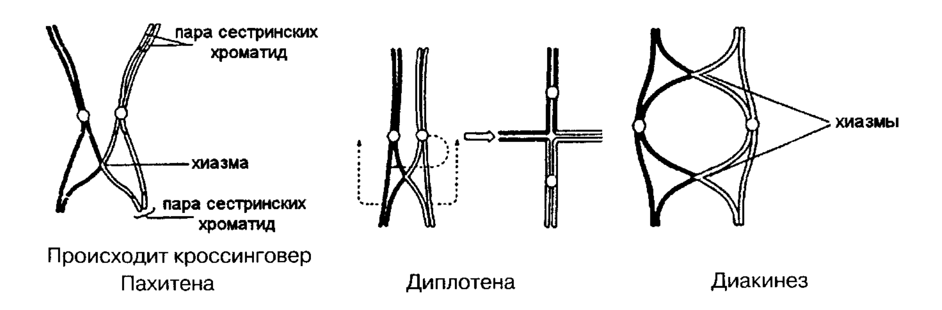
2. *Зиготена* — продолжается спирализация хромосом и происходит *конъюгация* гомологичных хромосом. *Гомологичными* называются хромосомы, имеющие одинаковую форму и размер: одна из них получена от матери, другая — от отца. Гомологичные хромосомы притягиваются и прикладываются друг к другу по всей длине. Центромера одной из парных хромосом точно прилегает к центромере другой, и каждая хромомера прилегает к гомологичной хромомере другой. Пара конъюгировавших гомологичных хромосом называется *бивалентом*. Каждый бивалент состоит из четверки хроматид — тетрады. Число бивалентов равно гаплоидному набору хромосом.



Зиготена

3. *Пахитена* — происходит дальнейшая спирализация. Тесный контакт между хроматидами дает возможность обмениваться идентичными участками гомологичных хромосом. Это явление называется *кроссинговером.*

4. *Диплотена* — характеризуется возникновением сил отталкивания. Хромосомы, составляющие бивалент, начинают отходить друг от друга в области центромер. При расхождении плеч хромосом в некоторых местах обнаруживается явление перекреста и сцепления — хиазмы, которые служат структурным выражением кроссинговера.



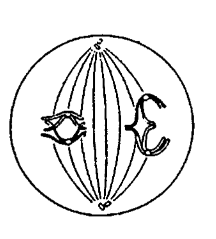
Пахитена Диплотена Диакинез

5. *Диакинез* — характеризуется максимальной спирализацией, укорочением и утолщением хромосом. Отталкивание хромосом продолжается, но они остаются соединенными в биваленты своими концами. Ядрышко и ядерная оболочка растворяются. Центриоли расходятся к полюсам, образуются нити веретена деления.

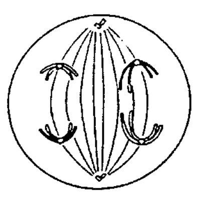
Метафаза I (2n4c). Биваленты хромосом располагаются по экватору клетки. К ним прикрепляются нити веретена деления.

Анафаза I (2n4c). Нити веретена деления сокращаются, и к полюсам клетки расходятся гомологичные *хромосомы*, а не хроматиды, как при митозе. В дочерние клетки попадают только по одной из пары гомологичных хромосом.

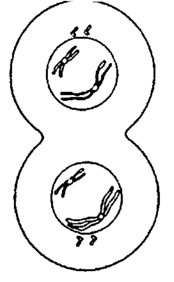
Телофаза I (2n2c — n2c в каждой клетке). Число хромосом в каждой клетке становится гаплоидным, но каждая хромосома состоит из двух хроматид. На короткое время образуется ядерная оболочка, происходит деление цитоплазмы. У многих растений клетка из анафазы I сразу же переходит в метафазу II.



Метафаза I (2n4c)



Анафаза I (2n4c)



Телофаза I (2n2c — n2c в каждой клетке)

Второе деление мейоза (эквационное)

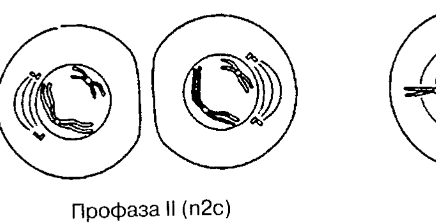
Интерфаза II, или интеркинез (n2c) — характерна для животных клеток. Представляет собой короткий перерыв между первым и вторым мейотическими делениями, во время которого не происходит репликация ДНК.

Профаза II (n2c). Хромосомы утолщаются и укорачиваются. Ядрышко и ядерная оболочка разрушаются. Образуется веретено деления.

Метафаза II (n2c). Двухроматидные хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости клетки (метафазная пластинка), к ним прикрепляются нити веретена деления.

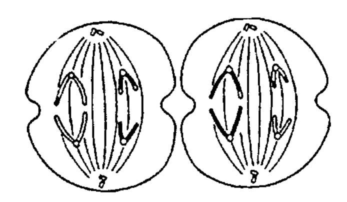
Анафаза II (2n2c). Двухроматидные хромосомы делятся на дочерние хромосомы (бывшие хроматиды), которые расходятся к противоположным полюсам клетки.

Телофаза II (2n2c — nc в каждой клетке). Хромосомы деспирализуются, становятся невидимыми. Образуется ядерная оболочка. Каждое ядро содержит гаплоидное число хромосом. Происходит деление цитоплазмы. Из исходной клетки образуются *четыре гаплоидные* клетки.

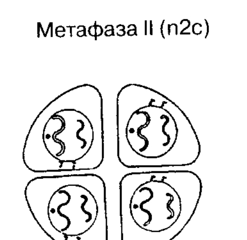


Профаза II (n2c)

Метафаза II (n2c)



Анафаза II (2n2c)



Телофаза II (2n2c — nc в каждой клетке)

Значение мейоза

1. Предотвращает удвоение числа хромосом в каждом новом поколении.
2. Обеспечивает генетическое разнообразие гамет, связанное с кроссинговером и расхождением в анафазе I разных наборов негомологичных хромосом.
3. Является основой комбинативной изменчивости.

РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

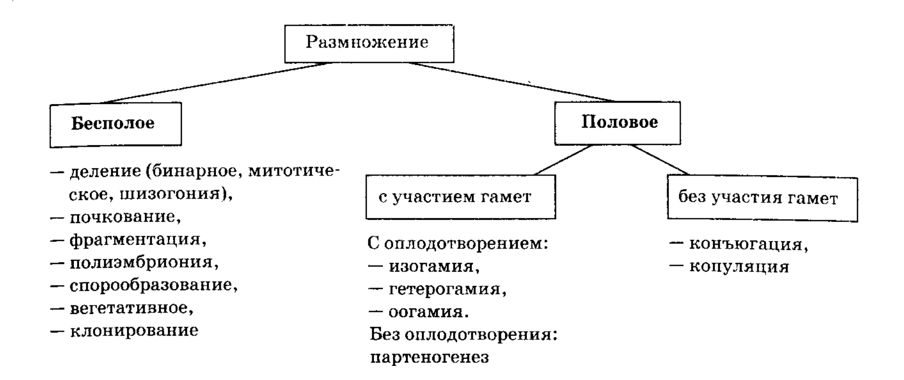
Размножение — свойство живых организмов производить себе подобных. Существует два основных способа размножения — бесполое и половое.

Бесполое размножение

Бесполое размножение осуществляется при участии одной родительской особи и происходит без образования гамет. Особи образуются из одной или нескольких соматических клеток родителя путем митотического деления. Потомство является генетическими копиями родительского организма. Наиболее широко распространено среди прокариот, грибов и растений. Биологическое значение бесполого размножения: усиливает роль стабилизирующего естественного отбора, способствует сохранению приспособляемости к постоянным условиям среды обитания.

Способы бесполого размножения:

1. *Деление* — способ бесполого размножения, характерный для одноклеточных организмов, при котором материнская особь делится на две или большее количество дочерних клеток.
   Выделяют: простое бинарное деление (прокариоты); митотическое бинарное деление (простейшие, одноклеточные водоросли); мно-



жественное деление, или шизогония (малярийный плазмодий). Ядро делится с образованием двух или большего числа ядер, которые окружаются слоем цитоплазмы, и в результате формируется самостоятельный организм.

2. *Почкование* — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются в виде выростов на теле родительской особи. Дочерние особи, отделяясь, переходят к самостоятельному образу жизни (гидра, дрожжи) или могут оставаться прикрепленными, образуя колонии (коралловые полипы).
3. *Фрагментация* — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются из фрагментов, на которые распадается материнская особь (ресничные, кольчатые черви, морские звезды, спирогира).
4. *Полиэмбриония* — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются из частей, на которые распадается эмбрион (броненосцы, монозиготные близнецы человека).
5. *Вегетативное размножение* — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются из частей вегетативного тела или из особых структур (корневище, клубень, луковицы, отводки, усы, листья и др.). Может быть естественным и искусственным. Характерно для растений и используется в селекции (искусственное вегетативное размножение).
6. *Спорообразование* — размножение за счет образования спор. Характерно для растений (водоросли, мхи, папоротники), грибов (пеницилл, шляпочные грибы), простейших (споровики).
7. *Клонирование* — искусственный метод размножения, который появился в начале 60-х гг. XX в. Основан на получении нового организма из одной клетки исходного. В основе образования клона лежит митоз. Для клонирования растений клетки образовательной ткани выращивают на специальных питательных средах (метод используется для получения новых сортов растений). В 1997 г. клонированием была получена овечка Долли, которая не отличалась от донора ядра, но сильно отличалась от реципиента. Донором были клетки молочной

железы одной породы, а реципиентом — яйцеклетки с предварительно разрушенными ядрами овцы другой породы. В настоящее время ведутся работы по клонированию человека, что вызывает бурные споры не только среди ученых, но и у различных групп населения.

Половое размножение

Половое размножение осуществляется при участии двух родительских особей, сопровождается половым процессом, при котором происходит слияние двух половых клеток (гамет). У новых особей сочетаются признаки двух родителей. Появившиеся потомки отличаются генетически друг от друга. Это приводит к появлению новых комбинаций генетического материала. Половое размножение делает организм более адаптированным к изменяющимся условиям окружающей среды. В процессе эволюции половое размножение более прогрессивно. Недостатки полового размножения: необходимо участие двух особей (кроме партеногенеза) и требуется больший промежуток времени, чем при вегетативном размножении, необходимый для полного формирования организма. В зависимости от особенности строения гамет выделяют следующие формы полового размножения:

1. *Изогамия* (от греч. *isos* — равный и *gámos* — брак) — примитивная форма полового процесса, при котором сливаются две одинаковые по величине малые подвижные гаметы (равножгутиковые, водоросли, хитридиевые грибы).
2. *Гетерогамия* (от греч. *héteros* — иной, другой, и *gamos* — брак) — примитивная форма полового процесса, при котором сливаются две подвижные со жгутиками клетки разного размера (водоросли, хитридиевые грибы).
3. *Оогамия* (от греч. *oón* — яйцо) — наиболее распространенная форма полового процесса, при котором женские гаметы — яйцеклетки — не подвижны и более крупные по сравнению с мужскими гаметами — сперматозоидами (многоклеточные животные, грибы, водоросли, все высшие растения).
4. *Конъюгация* (от лат. *conjugatie* — соединение) — процесс соединения двух особей, при котором происходит обмен наследственным материалом, в результате чего появляются особи, генетически отличные от родительских организмов (инфузория-туфелька, кишечная палочка). В результате конъюгации не происходит увеличения числа особей.
5. *Копуляция* (от лат. *copulatio* — слияние) — половой процесс у одноклеточных организмов, при котором полностью сливаются копулирующие особи, выполняющие функции половых клеток (гамет). При этом происходит рекомбинация (обмен) наследственного материала (малярийный плазмодий).
6. *Партеногенез* (от греч. *parthénos* — девственница и *genésis* — рождение) — способ упрощенного полового размножения, при котором

зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. Источником наследственного материала для развития является ДНК яйцеклетки (*гиногенез*). Партеногенез представляет собой модификацию полового размножения в процессе эволюции определенных видов животных. Широко распространен у беспозвоночных (тли, осы, пчелы, дафнии) и у позвоночных животных (пресмыкающиеся, птицы). Различают *искусственный* и *естественный* (тли, осы, пчелы) партеногенез. Партеногенез включен в жизненные циклы многих паразитов. Размножение, при котором развитие яйца происходит за счет генетического материала сперматозоида (так как ядро яйцеклетки погибает), называется *андрогенез*. В природе встречается крайне редко (у животных — наездники, у растений — кукуруза).

Гермафродиты — виды, у которых одна и та же особь способна производить и женские, и мужские гаметы. Гермафродитизм считается самой примитивной формой полового размножения и свойственен примитивным организмам (простейшие, плоские, ленточные черви, улитки и др.). Представляет собой приспособление к сидячему, малоподвижному, паразитическому образу жизни.

Гаметогенез

Гаметогенез — это процесс формирования гамет, основным этапом которого является мейоз. Развитие гамет у многоклеточных животных происходит в половых железах (гонадах). Мужские половые клетки *(сперматозоиды)* образуются в семенниках, женские половые клетки *(яйцеклетки)* — в яичниках. *Гаметы* — это высокодифференцированные клетки, имеющие гаплоидный набор хромосом. Процесс образования мужских половых клеток называется *сперматогенез*, а женских — *овогенез*.

Сперматогенез подразделяется на четыре фазы:

1. В *фазе размножения* из клеток сперматогенной ткани (гоноцитов) в результате митоза образуются диплоидные *сперматогонии* *(2n2c)*.
2. *Фаза роста* соответствует интерфазе I мейоза (подготовка клеток к делению), в которой происходит репликация ДНК. Сперматогонии увеличиваются в размерах, и из каждой клетки развивается *сперматоцит I порядка (2n4c)*.
3. Во время *фазы созревания* клетки делятся мейозом. В результате I деления мейоза образуются две клетки *сперматоциты II порядка (n2c)*, а после второго деления развиваются четыре одинаковые по величине клетки — *сперматиды* с гаплоидным набором хромосом *(nc)*.
4. В *фазе формирования* происходит клеточная дифференцировка и образуются *сперматозоиды* с гаплоидным набором хромосом *(nc)*.

Гормон, обеспечивающий сперматогенез, — *тестостерон*. Каждые 2–3 месяца сперматозоиды обновляются, и сперматогенез происходит непрерывно.

Зоны (фаза жизненного цикла)		Сперматогенез	Генетический набор	Овогенез
I Размножения (митоз)		сперматогонии	2n2c	овогонии
II Роста (интерфаза)		сперматоцит I порядка	2n4c	овоцит I порядка
III Созревания (мейоз)	Мейоз I	сперматоцит II порядка	n2c	овоцит II порядка; редукционное тельце
	Мейоз II	сперматиды	nc	яйцеклетка; редукционные тельца
IV Формирования		сперматозоиды	nc	

Строение сперматозоида (рис. 22, 23)

Зрелый сперматозоид имеет головку, шейку и хвост. В *головке* находится *ядро* (с гаплоидным набором хромосом) и *акросома* (видоизмененный комплекс Гольджи, содержащий ферменты, расщепляющие оболочку яйцеклетки). В шейке находятся центриоли (соединяющие осевую часть с ядром головки), в промежуточной (средней) части — митохондрии (синтезирующие АТФ). *Хвост* представлен одним, у некоторых видов двумя и более *жгутиками* (образованными микротрубочками). Для движения жгутиков используется энергия макроэргических связей АТФ. Цитоплазма сперматозоида представлена тонкой оболочкой.

Овогенез подразделяется на три фазы:

1. В *фазе размножения* из клеток овогенной ткани яичников (гоноцитов) в результате митоза образуются диплоидные *овогонии (2n2c)*.
2. *Фаза роста* соответствует интерфазе I мейоза (подготовка клеток к делению), в которой происходит репликация ДНК. Овогонии увеличиваются в размерах, вследствие накопления питательных веществ в виде желтка, и из каждой клетки развивается *овоцит I порядка (2n4c)*.

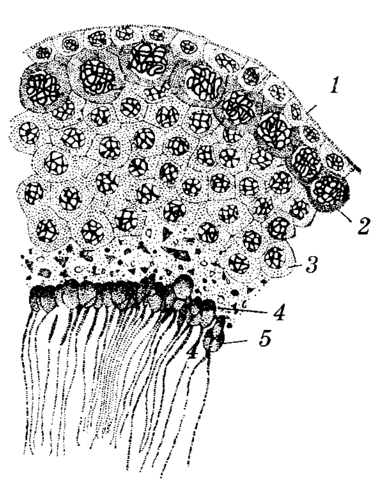


Рис. 22. Сперматогенез у морской свинки. Участок поперечного разреза извитого канальца семенника: *1* — сперматогония; *2* — сперматоцит I порядка; *3* — сперматоцит II порядка; *4* — сперматида; *5* — сперматозоид

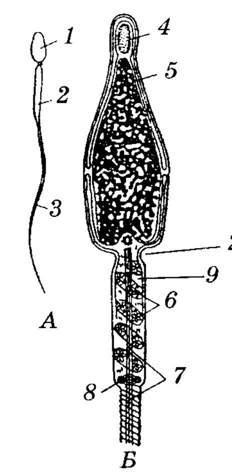


Рис. 23. Строение сперматозоида: *А* —общий вид; *Б* — схема строения. *1* — головка; *2* — шейка; *3* — хвост; *4* — аппарат Гольджи (акросома); *5* — ядро; *6* — митохондрии; *7* — осевая нить (жгутик); *8* — центриоли; *9* — промежуточная часть

3. Во время *фазы созревания* перед овуляцией овоцит I порядка делится путем мейоза. В результате I деления мейоза образуются: более крупная клетка с питательными веществами и органеллами — *овоцит II порядка (n2c)* и одна мелкая клетка — *первое полярное (редукционное, направительное) тельце,* — в которой имеется только ядро. Второе деление мейоза доходит до стадии метафазы, но не продолжается дальше до тех пор, пока не произойдет оплодотворение, после которого овоцит II порядка завершает деление и образуется крупная клетка — *яйцеклетка (nc)*, а также *второе полярное тельце.* Из первого полярного тельца образуются два мелких вторичных. Все они в дальнейшем разрушаются.

Овогенез происходит под контролем гормона *прогестерона.* В отличие от образования сперматозоидов процесс образования яйцеклеток у человека начинается в эмбриональном периоде и течет прерывисто. У зародыша полностью осуществляются фазы размножения, роста и начинается фаза созревания. К моменту рождения девочки в ее яичниках находятся сотни тысяч овоцитов I порядка, остановившихся на стадии *диктиотены* (во время которой хромосомы имеют вид «*ламповых щеток*») *профазы I мейоза.* В период полового созревания мейоз возобновляется, и каждый месяц под действием половых гормонов один из овоцитов доходит до метафазы II

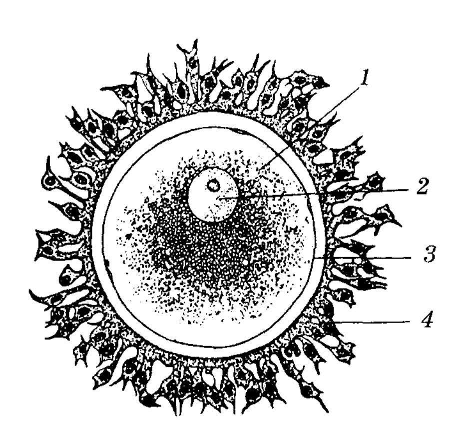


Рис. 24. Яйцеклетка млекопитающего: *1* — цитоплазма; *2* — ядро; *3* — оболочка; *4* — фолликулярные клетки

мейоза. В дальнейшем мейоз может идти до конца при условии оплодотворения, если оплодотворение не происходит, овоцит II порядка погибает и выводится из организма.

Строение яйцеклетки (рис. 24).

Форма округлая, размеры от нескольких микрометров до нескольких сантиметров. Клетка неподвижная, содержит все клеточные органеллы, морфологически оформленное ядро, ядерно-цитоплазматическое соотношение сдвинуто в сторону цитоплазмы за счет запаса питательных веществ — желтка. Желток содержит жиры, углеводы, РНК, минеральные вещества, белки (липопротеиды, гликопротеиды). Количество питательных веществ зависит от условий, в которых происходит развитие зародыша. При развитии яйцеклетки вне организма матери (птицы, рептилии) желток составляет более 95 % от ее объема, а внутри организма (млекопитающие) — менее 5 %, так как питательные вещества, необходимые для развития, эмбрионы получают от матери.

Над плазматической мембраной имеются дополнительные оболочки, различающиеся по происхождению:

первичные (желточные) — образуются из поверхностного слоя незрелой половой клетки (овоцита); пронизаны микроворсинками и отростками фолликулярных клеток, по которым поступают питательные вещества. Выполняют защитную функцию, обеспечивая видовую специфичность проникновения сперматозоида. У млекопитающих эта оболочка называется блестящей;

вторичные (хорион) — состоят из фолликулярных клеток или выделяемых ими секретов. Вторичная оболочка яиц насекомых содержит канал — микропиле, через который сперматозоид проникает в яйцеклетку;

третичные — формируются во время прохождения яйцеклетки по яйцеводам из веществ, секретируемых железами стенок яйцеводов. Хорошо развиты у рептилий и птиц, например, третичными оболочками птиц являются белковая, подскорлуповая и скорлуповая оболочки. Яйцеклетки млекопитающих третичной оболочки не имеют.

Осеменение — это процесс, обуславливающий встречу женских и мужских гамет у животных. Различают естественное и искусственное осеменение (широко используется в рыбоводстве и животноводстве). *Наружное осеменение* встречается у многих животных, обитающих в воде. В этом случае яйца и сперматозоиды выделяются в окружающую среду, где происходит

их слияние. *Внутреннее осеменение* характерно для обитателей суши, где отсутствуют условия для сохранения и встречи гамет во внешней среде. При этой форме осеменения сперматозоиды вводятся в половые пути самки.

Осеменение предшествует следующему процессу — оплодотворению.

Оплодотворение — это процесс слияния мужской и женской половых клеток (гамет), в результате которого образуется оплодотворенное яйцо, или *зигота*, дающая начало новому организму.

Процесс оплодотворения можно разделить на несколько фаз (рис. 25):

1. *Фаза сближения*. Встрече гамет способствуют гамоны — химические вещества, выделяемые половыми клетками. Сперматозоиды выделяют андрогамоны, а яйцеклетки — гиногамоны. Эти вещества активизируют движение и регулируют проникновение сперматозоидов в яйцеклетку.
2. *Фаза активации*. Происходит контакт сперматозоида и яйцеклетки. В оболочке яйцеклетки ряда животных существует отверстие — микропиле, через которое проникает сперматозоид. У большинства видов микропиле отсутствует и проникновение сперматозоида осуществляется за счет *акросомной реакции*. Под действием фермента (гиалуронидазы) и других биологически активных веществ, освобождающихся из акросомы сперматозоида, разрушаются оболочки яйцеклетки. Акросомная нить проникает через растворенную зону яйцевых

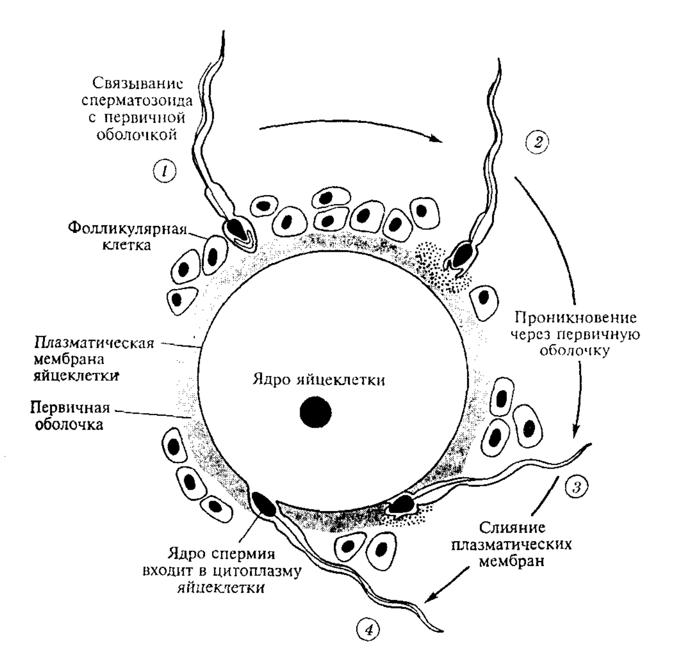


Рис. 25. Схема процесса оплодотворения: *1—4* — последовательные стадии процесса

оболочек и сливается с мембраной яйцеклетки. В этом месте из цитоплазмы яйцеклетки образуется воспринимающий бугорок.

3. *Фаза проникновения*. Происходит проникновение головки и клеточного центра в яйцеклетку. В зависимости от количества проникающих в яйцеклетку сперматозоидов различают: *моноспермию* (проникает один сперматозоид — человек); *полиспермию* (в цитоплазму яйцеклетки проникает несколько сперматозоидов — рыбы, птицы).
Фаза проникновения состоит из двух стадий:
стадия двух пронуклеусов. Повышается проницаемость клеточной мембраны яйцеклетки, меняются коллоидные свойства протоплазмы, ядро превращается в женский пронуклеус. Ядро сперматозоида набухает, хроматин разрыхляется, ядерная оболочка растворяется, и образуется мужской пронуклеус;
стадия синкариона. Происходит перемещение пронуклеусов к центру яйцеклетки, их слияние и образование диплоидной зиготы, в результате чего восстанавливается диплоидный набор хромосом.

После образования синкариона в яйце начинается процесс дробления.

Оплодотворение — необратимый процесс, т. е. оплодотворенное яйцо не может быть оплодотворено вновь.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМА

Онтогенез — это индивидуальное развитие организма, в основе которого лежит реализация наследственной информации на всех стадиях его формирования — от зиготы до смерти. Онтогенез начинается с момента слияния сперматозоида с яйцеклеткой, образованием зиготы, и заканчивается смертью.

Периоды развития онтогенеза: *эмбриональный и постэмбриональный*.

До эмбрионального периода происходит гаметогенез — образование половых клеток (сперматозоидов и яйцеклеток).

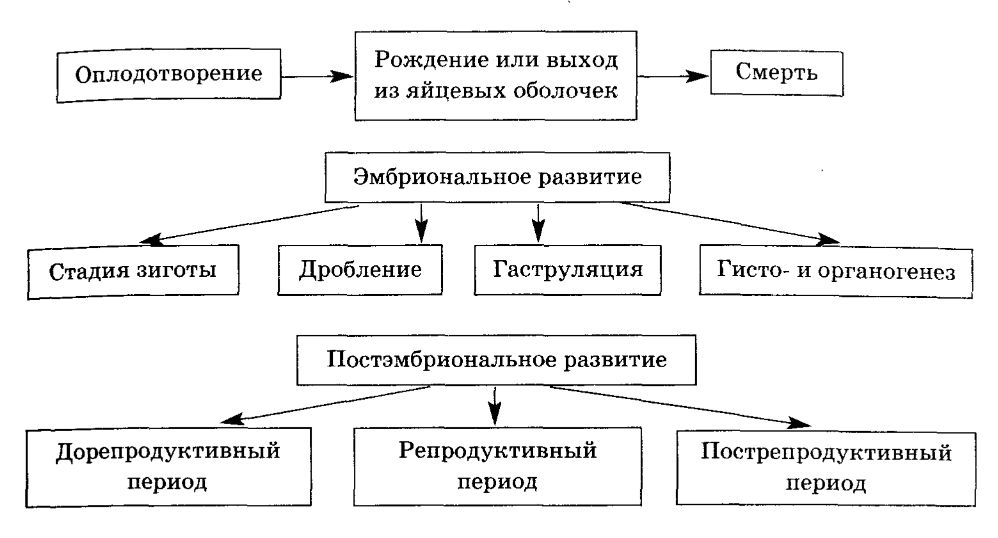
Эмбриональный период включает следующие этапы развития:

Дробление — образование однослойного зародыша — *бластулы*;
Гаструляцию — образование двухслойного зародыша — *гаструлы*;
Нейруляцию (гисто- и органогенез) — образование зародыша с осевыми органами — *нейрулы*.

Эмбриональный период начинается с образования зиготы и заканчивается выходом из яйцевых и зародышевых оболочек.

В результате оплодотворения образуется зигота, которая начинает дробиться. Дробление сопровождается митотическим делением.

Особенности дробления: число клеток увеличивается без изменения объема зародыша; сокращение интерфазы; постмитотический период (G_1) отсутствует; синтетический период (S) происходит в конце телофазы митоза; быстрое деление; клетки, образующиеся в процессе дробления, называются *бластомерами*, а зародыш — *бластулой*.



Типы дробления зависят от количества и распределения желтка в цитоплазме яйцеклетки.

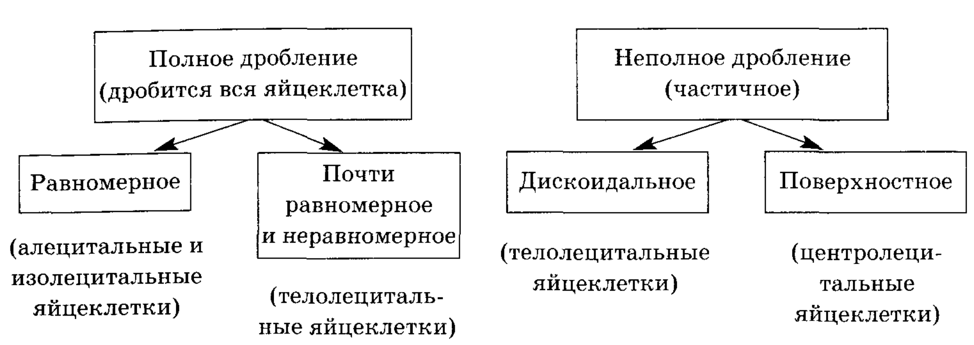
Классификация яйцеклеток проводится:

1. По количеству желтка в цитоплазме:
алецитальные — нет желтка или мало (плоские черви);
олиголецитальные — мало желтка, но больше, чем в алецитальных (ланцетник, млекопитающие);
мезолецитальные — среднее количество желтка (амфибии, осетровые рыбы);
полилецитальные — много желтка (пресмыкающиеся, птицы).
2. По распределению желтка в цитоплазме:
изолецитальные — со средним количеством желтка, который равномерно распределяется по цитоплазме (млекопитающие);
телолецитальные — неравномерное распределение желтка по цитоплазме (птицы, амфибии);
центролецитальные — желток распределен в центре, а цитоплазма образует тонкий, поверхностный слой (членистоногие).

В зависимости от взаимного расположения бластомеров в дробящемся яйце различают:

радиальное дробление, когда плоскости последовательных дроблений проходят через яйцо перпендикулярно друг другу, и бластомеры располагаются симметрично (ланцетник);
спиральное дробление характеризуется нарушением симметрии дробящегося яйца в результате спирального смещения бластомеров относительно друг друга (моллюски, черви);

Типы дробления



билатеральное дробление. Бластомеры расположены так, что через зародыш можно провести только одну плоскость симметрии (асцидии).

Полное равномерное дробление (ланцетник). Борозда дробления проходит по меридиану, образуются два бластомера. Затем снова делится ядро, и на поверхности зародыша появляется вторая борозда дробления, идущая по меридиану, перпендикулярно первой. Образуется четыре бластомера. Третья борозда проходит по экватору и делит его на восемь частей. Затем происходит чередование меридиального и экваториального дробления. Число бластомеров увеличивается. Зародыш на стадии 32 бластомеров называется *морулой*. Дробление продолжается до образования зародыша, похожего на пузырек, стенки которого сформированы одним слоем клеток, называемых *бластодермой*. Бластомеры расходятся от центра зародыша, образуя полость, которая называется первичной, или *бластоцель*. Бластомеры имеют одинаковый размер. В результате такого дробления образуется *целобластула*.

Полное неравномерное дробление (лягушка). Первая и вторая борозды дробления проходят по меридианам и полностью делят яйцо на четыре части. Третья борозда смещена в сторону анимального полюса, где нет желтка. Бластомеры имеют неодинаковую величину: на анимальном полюсе они меньше *(микромеры)*, на вегетативном больше *(макромеры)*. Желток затрудняет дробление, и поэтому дробление макромеров идет медленнее, чем микромеров. Стенка бластулы состоит из нескольких рядов клеток. Первичная полость мала и смещена к анимальному полюсу. Образуется *амфибластула*.

Неполное дискоидальное дробление (рептилии, птицы). Дробление идет на анимальном полюсе. Первая и вторая борозды дробления проходят по меридиану перпендикулярно друг другу. Третья борозда смещена к анимальному полюсу. В результате этого образуется зародышевый диск. Бластоцель располагается под слоем бластодермы в виде щели. Бластула называется *дискобластулой*.

Особенности дробления

Тип дробления	Полное		Частичное	
	Равномерное	Неравномерное	Дискоидальное	Поверхностное
Содержание яйца в желтке	Желтка мало (изолецитальные)	Среднее количество желтка (телолециталь-ные)	Желтка много у одного из полюсов яйца (телолециталь-ные)	Желтка много в центре яйца (центролециталь-ные)
Представители	Ланцетник	Амфибии	Птицы	Насекомые
Дробление				

Окончание

Тип дробления	Полное		Частичное	
	Равномерное	Неравномерное	Дискоидальное	Поверхностное
Содержание яйца в желтке	Желтка мало (изолецитальные)	Среднее количество желтка (телолецитальные)	Желтка много у одного из полюсов яйца (телолецитальные)	Желтка много в центре яйца (центролецитальные)
Представители	Ланцетник	Амфибии	Птицы	Насекомые
Бластула	целобластула	амфибластула	дискобластула	перибластула
Особенности дробления	Дробящиеся клетки одинакового размера	Дробящиеся клетки на нижнем (вегетативном) полюсе большего размера; там больше желтка	Дробление происходит только у верхнего (анимального) полюса	Возникающие внутри яйца ядра перемещаются к поверхности и вместе с частью цитоплазмы образуют клетки, которые «обрастают» желток

Неполное поверхностное дробление (членистоногие). Ядра центролецитальных яиц многократно делятся и перемещаются к периферии, где в цитоплазме нет желтка. Цитоплазма образует бластомеры. Бластула имеет один слой бластомеров. Бластоцель заполнена желтком. Такая бластула называется *перибластулой*.

По окончании периода дробления у многоклеточных животных наступает период образования зародышевых листков — гаструляция.

Гаструляция — это процесс расчленения зародыша на зародышевые листки, который характеризуется перемещением части клеточного материала с поверхности бластулы внутрь, в места будущих органов. В результате образуется *гаструла* — зародыш, состоящий из двух слоев (или зародышевых листков). Процессы передвижения отдельных клеток и обширных участков стенки бластулы приводит к следующему: сначала образуются два зародышевых листка (*эктодерма* — поверхностный листок и *энтодерма* — внутренний зародышевый листок), затем формируется третий (средний) зародышевый листок — *мезодерма*.

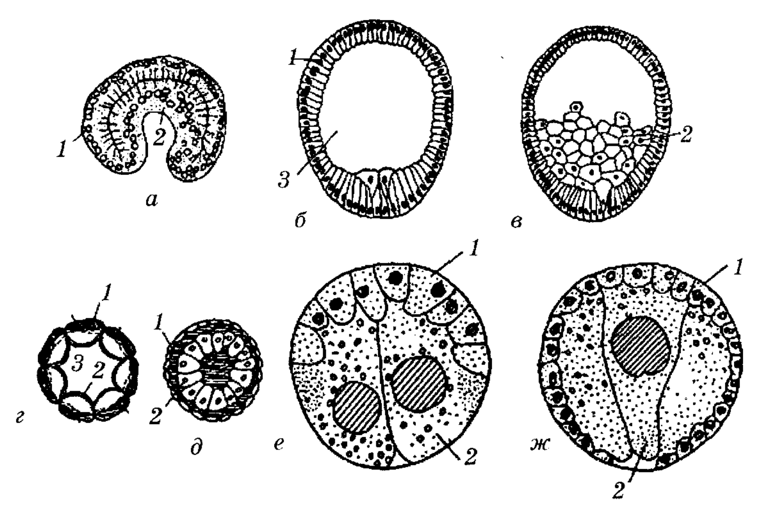


Рис. 26. Типы гаструл:
а — инвагинационная гаструла; *б, в* — две стадии развития иммиграционной гаструлы; *г, д* — две стадии развития деляминационной гаструлы; *е, ж* — две стадии развития эпиболической гаструлы. *1* — эктодерма; *2* — энтодерма; *3* — бластоцель

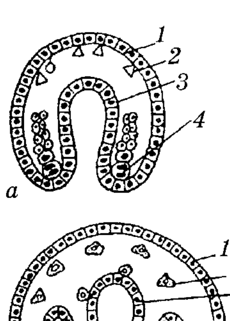
Типы гаструляции (рис. 26)

инвагинация (впячивание) — ланцетник;
иммиграция (выселение клеток) — кишечнополостные;
эпиболия (обрастание) — лягушка;
деляминация (расщепление, расслоение) — кишечнополостные;
смешанный — сочетание иммиграции с деламинацией (птицы, млекопитающие).

При *иммиграции* часть клеток бластодермы с поверхности зародыша уходит в бластоцель. Образуется наружный слой — эктодерма и внутренний — энтодерма. Бластоцель заполнена клетками (гидра).

Эпиболия характерна для животных, которые развиваются из телолецитальных яиц. Образование гаструлы идет за счет быстрого размножения и обрастания микромерами вегетативного полюса. Макромеры оказываются внутри зародыша. Образование бластопора не происходит, гастроцеля нет.

При *инвагинации* определенный участок бластодермы (вегетативный полюс) прогибается внутрь и достигает анимального полюса. Образуется двуслойный зародыш — гаструла. Наружный слой клеток — эктодерма и внутренний — энтодерма выстилают полость первичной кишки (*гастроцель*). Отверстие, при помощи которого полость сообщается с внешней средой, называется первичным ртом — *бластопором*. У первичноротых животных (черви, моллюски, членистоногие) он превращается в ротовое отверстие. У вторичноротых — в анальное отверстие, а рот образуется на противоположном конце (хордовые — ланцетник).



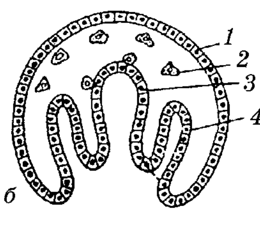


Рис. 27. Образование мезодермы: *а* — у первичноротых; *б* — у вторичноротых. *1* — эктодерма; *2* — мезенхима; *3* — энтодерма; *4* — телобласт (*а*) и целомическая мезодерма (*б*)

Деляминация встречается у кишечнополостных, бластула которых похожа на морулу. Клетки бластодермы делятся на наружный и внутренний слой. Наружный слой образует эктодерму, внутренний — энтодерму.

У всех многоклеточных (кроме губок и кишечнополостных) образуется третий зародышевый листок — *мезодерма*.

Формирование мезодермы происходит двумя способами (рис. 27):

1. *Телобластический* способ характерен для первичноротых. На границе между эктодермой и энтодермой по бокам от бластопора клетки — *телобласты* — начинают делиться и дают начало мезодерме.
2. *Энтероцельный* способ характерен для вторичноротых. Клетки, формирующие мезодерму, обособляются в виде карманов первичной кишки. Полости карманов превращаются в *целом*. Мезодерма делится на отдельные участки — *сомиты*, из которых образуются определенные ткани и органы. После образования мезодермы начинается процесс гисто- и органогенеза. Сначала формируются осевые органы — нервная трубка, хорда. Затем все остальные.

Нейруляция — это образование зародыша с осевыми органами: нервная трубка, хорда, кишечная трубка. Зародыш на этой стадии называется *нейрулой*.

У ланцетника из эктодермы на спинной стороне зародыша образуется *нервная трубка*. Остальная эктодерма формирует кожный эпителий и его производные. Из энтодермы под нервной трубкой формируется *хорда*. Под хордой находится *кишечная трубка*. По бокам от хорды — *мезодерма сомитов*, которая дифференцирована следующим образом: наружная часть сомита, прилегающая к эктодерме, называется *дермотомом*. Из нее формируется соединительная ткань кожи. Внутренняя часть — *склеротом* — образует скелет. Между дермотомом и склеротомом находится *миотом*, дающий начало поперечно-полосатой мускулатуре. Под сомитами находятся ножки *(нефротом)*, из которых формируется мочеполовая система. *Целомические мешки* формируются симметрично по бокам. Стенки целомических мешков, обращенные в сторону кишечника, называются *спланхноплеврой*, в сторону эктодермы — *соматоплеврой*. Эти листки участвуют в образовании сердечно-сосудистой системы, плевры, брюшины, перикарда.

Построение отдельных органов происходит за счет преобразования зародышевых листков эктодермы, мезодермы и энтодермы.

Эта классификация носит условный характер, так как в построении каждого органа участвует несколько зародышевых листков.

Производные зародышевых листков

Эктодерма	Мезодерма	Энтодерма
Нервная трубка (головной и спинной мозг); покровы тела (эпидермис и его производные: ногти, когти, перья, волосы, эмаль зубов, кожные и молочные железы и т. д.); органы зрения, слуха, обоняния; задняя доля гипофиза, эпифиз; передний и задний отделы кишечника	Дерма; соединительная ткань; скелет; мышцы; кровеносная, лимфатическая, выделительная, половая системы; целом, плевра, брюшина, перикард и др.	Эпителий средней кишки, желудка; пищеварительные железы (печень, поджелудочная железа); эпителий легких и воздухоносных путей; передняя, средняя доли гипофиза; щитовидные, паращитовидные железы, тимус и др.

Постэмбриональное развитие

Различают два типа постэмбрионального развития: *непрямое* и *прямое*.

1. *Непрямое развитие* — личиночное, характеризуется наличием одной или нескольких личиночных стадий. Происходит с метаморфозом (характерно для насекомых) (рис. 28).

При *полном метаморфозе* из яйца выходит личинка, отличающаяся от взрослой особи наличием специальных органов. Она питается,

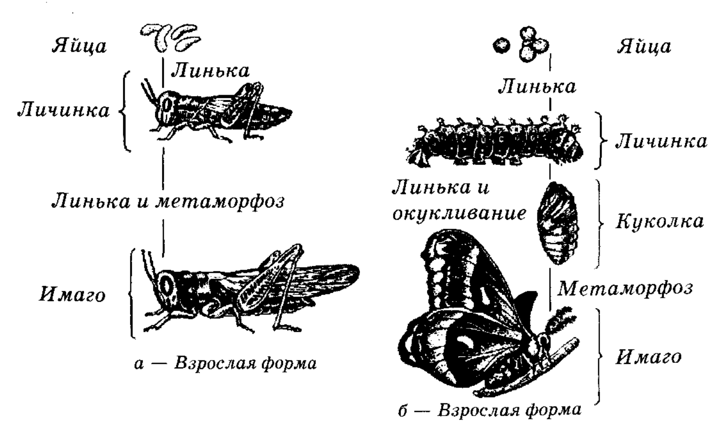


Рис. 28. Метаморфоз у насекомых: *а* — неполный метаморфоз у кобылки; *б* — полный метаморфоз у бабочки

растет, линяет и превращается в куколку (у большинства неподвижная стадия). Органы личинки растворяются, сохраняется только нервная система, зачатки половых желез и имагинальные диски, за счет которых формируются органы взрослого насекомого. Из куколки образуется взрослая особь — имаго. Пример: жуки, мухи, бабочки, комары и др.

Яйцо→ личинка → куколка → имаго

При *неполном метаморфозе* из яйца выходит личинка, похожая на взрослую особь, но меньших размеров. Личинка линяет несколько раз, достигает зрелости и превращается во взрослое насекомое. Пример: кузнечики, тараканы и др.

Яйцо → личинка → имаго

2. *Прямое развитие* происходит в двух формах.

Неличиночная форма (рыбы, рептилии, птицы). Яйца этих животных богаты желтком. Для дыхания, выделения, питания есть временные (провизорные) органы.

Яйцо → имаго

Внутриутробная форма (млекопитающие, человек). Все функции зародыша осуществляются за счет организма матери с помощью специального органа — плаценты. Характеризуется развитием провизорных (временных) органов: желточный мешок, амнион, хорион, аллантоис. Хорион и аллантоис формируют плаценту (рис. 29).

Изучение эмбрионального и постэмбрионального развития животных дало возможность найти общие черты в этих процессах и сформулировать законы: *закон сходства зародышей* (К. Бэр): «Эмбрионы имеют общие сходства в пределах типа начиная с самых ранних стадий развития»; *биогенетический закон* (Э. Геккель, Ф. Мюллер): «Онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза, то есть индивидуальное развитие организма повторяет историю развития своего вида». Работы А.Н. Северцова позволили дополнить и уточнить этот закон: «Зародыш в своем онтогенезе проходит формы не взрослых предков, а их зародышей».

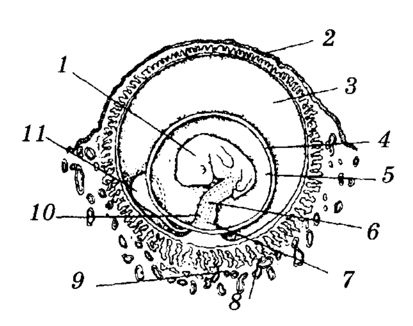


Рис. 29. Схема зародыша примата, развивающегося внутри окружающих его оболочек: *1* — зародыш; *2* — хорион; *3* — внезародышевый целом; *4* — амнион; *5* — амниотическая полость; *6* — пупочный канатик; *7* — ножка аллантоиса; *8* — ворсинки хориона; *9* — материнская ткань плацента; *10* — желточный стебелек; *11* — желточный мешок

ГЕНЕТИКА

Основные понятия и определения генетики. Законы Г. Менделя

Генетика (от греч. *genesus* — происхождение) — наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости организмов.

Как в любой точной науке, в генетике существуют свои четкие понятия, определения и законы, которыми она оперирует.

Наследственность — свойство организмов повторять в ряду поколений сходные признаки и обеспечивать специфический характер индивидуального развития в определенных условиях среды.

Изменчивость — способность организмов изменять свои признаки и свойства.

Ген — структурно-функциональная единица наследственности. С химической точки зрения *ген* — это участок молекулы ДНК, кодирующий информацию о каком-либо белке (полипептиде).

Геном — совокупность генов, содержащихся в гаплоидном наборе хромосом клетки.

ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота — макромолекула, полимер, мономером которого является нуклеотид (рис. 30).

Нуклеотид = сахар + азотистое основание + остаток фосфорной кислоты.

(пятиуглеродный — 5 °С; рибоза или дезоксирибоза) (<u>А</u>денин, <u>Г</u>уанин, <u>Т</u>имин, <u>Ц</u>итозин) Р

А Т Ц Г Г Ц Т А Т Ц А Г
ак. 1 ак. 2 ак. 3 ак. 4

ДНК *кодирует информацию* — триплеты нуклеотидов определяют последовательность аминокислот в полипептиде.

Аллель — та или иная разновидность (альтернативная форма) гена.

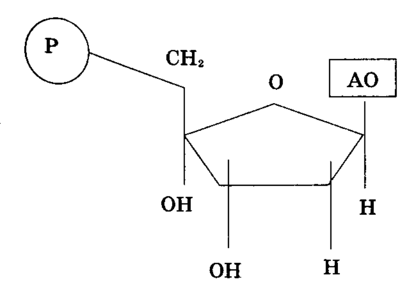


Рис. 30. Нуклеотид

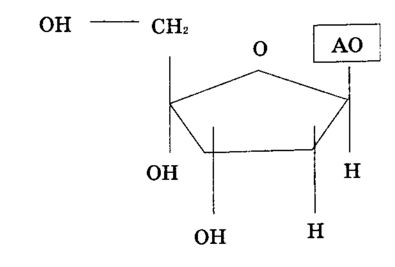


Рис. 31. Нуклеозид — без остатка фосфорной кислоты

Аллельные гены расположены в одинаковых локусах гомологичных хромосом (отвечают за разновидность одного признака, обозначаются одной буквой).

Гомологичные хромосомы — парные хромосомы, одинаковые по размерам, форме, содержанию генов (рис. 32).

Множественный аллелизм — существование гена в виде нескольких аллелей у вида и популяции. В процессе эволюции возникает в результате изменения последовательности нуклеотидов в гене. Появляется в популяции организмов, тогда как у одного диплоидного организма существует только два аллеля одного гена.

Примеры множественного аллелизма:

1. Три аллеля групп крови в системе A B 0 — I^A; I^B; I^0 — у популяции, I^0 I^A и др. — у вида.

У одного организма за признак отвечают два аллеля (матери и отца).

Например, группы крови		генотипы
I (0) ○	мембраны эритроцитов «голые»	$I^0 I^0$
II (A)	на мембране антиген A	$I^A I^A$ $I^A I^0$
III (B)	на мембране антиген B	$I^B I^B$ $I^B I^0$
IV (AB)	на мембране антигены A и B	$I^A I^B$

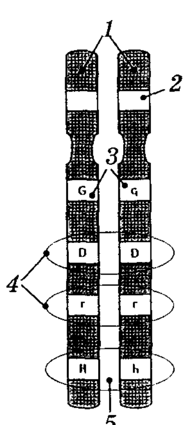


Рис. 32. Гомологичные хромосомы с аллельными генами: *1* — пара гомологичных хромосом; *2* — локус; *3* — аллели; *4* — гомозиготное состояние; *5* — гетерозиготное состояние

2. Аллели окраски шерсти у кроликов.

Гомозиготность — в гомологичных хромосомах присутствуют два одинаковых аллеля одного гена: AA или aa.

Гетерозиготность — в гомологичных хромосомах присутствуют два разных аллеля одного гена: Aa.

Гаметы — половые клетки организма, имеющие гаплоидный набор хромосом.

«Чистые линии»— линии растений и животных, полученные в результате длительного самоопыления или близкородственного скрещивания.

Гибридологический метод — метод скрещивания.

Зная генотип организмов и гаметы, которые участвуют в оплодотворении, можно предсказать и проанализировать, что получится в потомстве.

Гибрид — особь, полученная в результате скрещивания.

Генотип — система взаимодействующих генов организма (клетки).

Правило выписывания гамет: число типов гамет, образуемых организмом, определяется по формуле 2^n , где n — число гетерозигот.

1) *AA* — гаметы: (A) — n = 0; $2^0 = 1$ тип гамет — (A)

2) *Aa* — (A) (a) — n = 1; $2^1 = 2$ типа гамет — (A) (a)

3) *AaBb* — $\frac{A\ B}{a\ b}$ — n = 2; $2^2 = 4$ типа гамет (дигетерозигота) — (AB) (Ab) (aB) (ab)

4) *AaBbCc* — $\frac{A\ B\ C}{a\ b\ c}$ — n = 3; $2^3 = 8$ типов гамет (тригетерозигота) — (ABC) (aBC) (ABc) (aBc) (AbC) (abC) (Abc) (abc)

Законы Г. Менделя

Законы были открыты в 1865 г. австралийским естествоиспытателем Грегором Менделем. «Вновь открыты» и подтверждены в 1901 г. голландцем Гуго де Фризом, затем немецким ученым Карлом Корренсом и австрийцем Эрихом фон Чермаком. Законы были выведены:

с использованием гибридологического метода (скрещивания);

в результате использования «чистых линий» растений гороха, не дающих расщепления в потомстве при самоопылении и имеющих два гомологичных гена;

с использованием строгого математического подсчета и анализа.

I и II законы основаны на моногибридном скрещивании (анализ наследования по одному признаку).

III закон основан на дигибридном и полигибридном скрещивании (особи отличались по двум или нескольким парам признаков).

I закон — закон единообразия гибридов I поколения

Ген	Признак
A	желтый (доминантный)
a	зеленый (рецессивный)

P: ♀AA × aa ♂

G: (A) (a)

F_1: Aa — 100 %

Формулировка закона: при скрещивании двух особей, различающихся по одной паре альтернативных признаков, в первом поколении у гибридов

наблюдается единообразие признаков и проявляется доминантный признак.

II закон — закон расщепления

P: ♀Aa × ♂Aa

G: (A) (a) (A) (a)

F_2: AA Aa Aa aa
3 ж. : 1 з.

Формулировка закона: при скрещивании гибридов первого поколения между собой во втором поколении появляются особи как с доминантными, так и с рецессивными признаками; происходит расщепление по фенотипу в соотношении 3 : 1 и 1 : 2 : 1 — по генотипу.

Следствием второго закона является *закон «чистоты гамет»*. Зеленые горошины в результате скрещивания могли появиться, только если встретились две гаметы с рецессивными аллелями. (При образовании гамет в каждую попадает только один аллель из пары аллельных генов. Гаметы «чисты» в отношении второго аллеля.) Цитологическое обоснование этого закона — мейоз.

Анализирующее скрещивание — это скрещивание с гомозиготной рецессивной особью. Его проводят для установления генотипа изучаемой особи (установление гомо- или гетерозиготности по доминантному гену).

P: ♀Aa × aa♂

G: (A) (a) (a)

F_2: Aa aa
50 % : 50 %

III закон — закон независимого наследования или свободного комбинирования (рис. 33)

	Ген	Признак
Цвет	A	*желтый*
	A	*зеленый*
Форма	B	*гладкий*
	B	*морщинистый*

P_1: ♀ AABB × aabb ♂

G: (AB) (ab)

F_1: AaBb – единообразие

P_2: ♀AaBb × AaBb♂

Формулировка закона: при скрещивании гомозиготных особей, отличающихся по двум парам альтернативных признаков, во втором поколе-

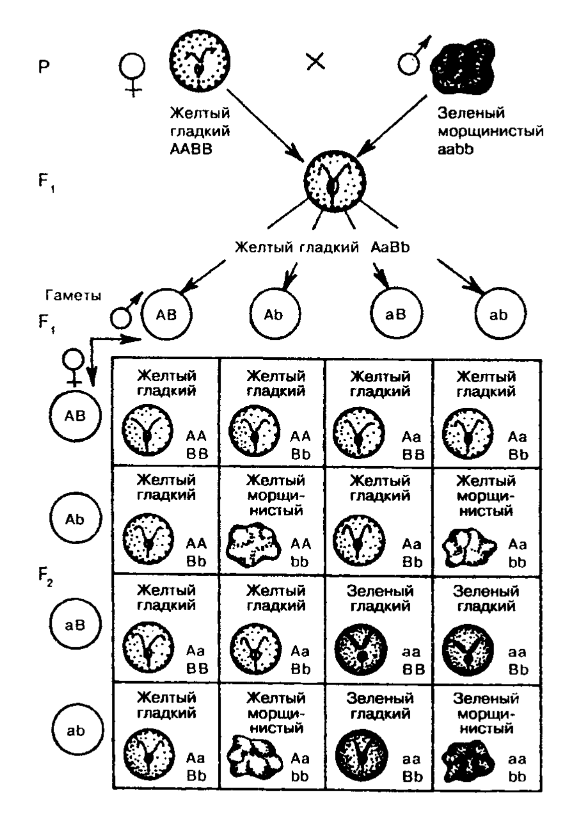


Рис. 33. Наследование окраски и формы семян у гороха

G:	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

9 ж. г. : 3 ж. м. : 3 з. г. : 1 з. м.

По каждой паре признаков наблюдается независимое расщепление:
12 желтых : 4 зеленые;
12 гладких : 4 морщинистые.

нии происходит независимое комбинирование признаков и появляются гибриды с признаками, нехарактерными для родительских и прародительских особей. В результате дигибридного скрещивания все первое поколение единообразно. Во втором поколении происходит расщепление по генотипу 9 : 3 : 3 : 1.

Менделирующие признаки — признаки, наследуемые по законам Г. Менделя, т. е. моногенно и по типу полного доминирования.

У человека таких признаков — 2300. К ним относят цвет кожи, цвет глаз, цвет волос, резус-фактор и др.

Наследование признаков может быть — моногенным / полигенным

Мендель открыл *моногенное наследование признаков* — один признак контролируется одной парой аллелей у организма.

Полигенное наследование признаков — за один признак у организма отвечают несколько пар неаллельных генов.

1 признак — A, a; B, b; C, c

Пример. Любые сложные морфологические признаки; любой фермент, состоящий из различных белковых субъединиц, и др.

Как в случае моногенного наследования, так и при полигенном наследовании наблюдается взаимодействие аллелей одного или разных генов между собой.

Взаимодействие генов

Гены в организме представляют собой систему взаимодействующих единиц. Наблюдаемые закономерности наследования часто отличаются от классических менделевских расщеплений.

I. Взаимодействие аллельных генов.

Выделяют следующие виды взаимодействия аллельных генов:

1. *Доминирование* — фенотипическое проявление одного гена из аллельной пары.

Пример.

	Доминантный	Рецессивный
Морфологические признаки	темные волосы	светлые волосы
	вьющиеся	прямые
	темная кожа	светлая кожа
	карие глаза	голубые глаза
	близорукость	норма
Физиологические признаки	Rh^+	Rh^-
	нормальное свертывание крови	гемофилия
	норма	сахарный диабет
	норма	фенилкетонурия

Резус-фактор (Rh-фактор) — антиген, содержащийся в эритроцитах человека и макаки-резуса.

Резус-фактор наследуется по доминантному типу. Резус-положительный организм может иметь генотип DD или Dd, а резус-отрицательный — dd.

Резус-конфликт:

Rh^+ — D
Rh^- — d

P: ♀dd × ♂DD
G: (d) (D)
F_1: Dd — Rh^+

2. *Неполное доминирование* — фенотипическое проявление обоих аллельных генов в гетерозиготе. Наблюдается промежуточное наследование признаков.

Пример. Цветки ночной красавицы: AA — красные цветки, aa — белые цветки, Aa — розовые цветки.

У человека — патология глаз: AA — нормальные глаза, aa — анофтальмия (отсутствие глазного яблока), Aa — микрофтальмия.

3. *Сверхдоминирование* — доминантный ген в присутствии рецессивного аллеля проявляет большую активность, и признак в гетерозиготном состоянии больше выражен.

Пример. Гетерозигота Aa, несущая летальный ген, является более жизнеспособной, чем гомозигота AA. Серповидноклеточная анемия HbAHbA — нормальные эритроциты; HbSHbS — погибает.

Гетерозигота HbAHbS (серповидноклеточная анемия) более жизнеспособна, чем гомозигота HbAHbA, в условиях малярийного региона.

4. *Кодоминирование* — фенотипическое проявление обоих аллелей в гетерозиготном состоянии.

Пример. IV группа крови (AB — I^AI^B) — на поверхности эритроцитов обнаружены антигены А и Б.

A
B

5. *Аллельное исключение* — в различных клетках организма наблюдается активность одного аллеля, а второй аллель «выключен».

Пример. Такое взаимодействие хорошо видно на работе генов в X-хромосоме. Известно, что в X-хромосоме находится более 1000 генов. Например, ген, контролирующий образование потовых желез в коже человека:

A — нормальные потовые железы
a — отсутствие потовых желез
} гены, находящиеся в X-хромосоме

В различных клетках кожи может быть инактивирована либо одна, либо другая хромосома => наблюдается мозаицизм в расположении потовых желез на коже.

X^AX^a

$\underline{X}^AX^a$ $X^A\underline{X}^a$ → нормальные потовые железы

↓ *инактивация* (спирализация хромосомы в виде тельца Барра) => отсутствие потовых желез

Другим примером аллельного исключения является избирательная инактивация генов, кодирующих синтез определенных антител в организме.

6. *Межаллельная комплементация* — два мутантных аллеля совместно могут обеспечить нормальный фенотип. Такое взаимодействие проявляется чаще всего на уровне объединения белковых молекул, образующих единый фермент.

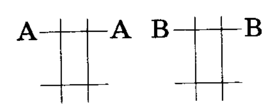


a_1 a_2

нормальный фермент AA нормальный фермент a_1a_2

II. Взаимодействие неаллельных генов

Неаллельные гены расположены в различных локусах различных хромосом.



Неаллельные гены могут взаимодействовать между собой, влияют на развитие первого признака, приводя к появлению нового состояния признака.

1. *Комплементарность* — взаимодействие неаллельных генов, при котором в присутствии двух доминантных неаллельных генов проявляется новое состояние признака.

Этот тип взаимодействия был обнаружен одним из первых в начале XX в. при изучении наследования формы гребня у кур (рис. 34).

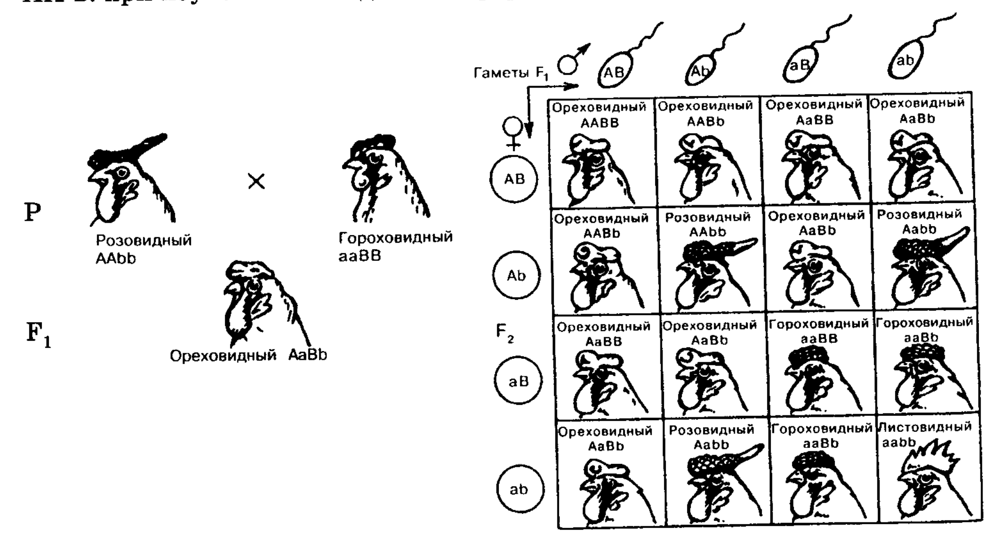


Рис. 34. Наследование формы гребня у кур при взаимодействии двух пар генов

Пример. AAbb — розовидный; aaBB — гороховидный; AaBb — ореховидный. В доминантном состоянии каждый ген имеет фенотипическое проявление. При «попадании» в генотип двух доминантных генов.

P: ♀AAbb × aaBB♂

G: (Ab) (aB)

F_1: AaBb — ореховидный

P: ♀AaBb × AaBb♂

G:	AB	Ab	aB	ab
F_2 AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

A-B- — 9 ореховидных
AaB- — 3 гороховидных
A-bb — 3 розовидных
Aabb — 1 листовидный

Дигибридное скрещивание подтверждается результатами расщепления при построении решетки Пеннета.

Пример. У человека за пигментацию волос отвечают три аллельных гена: один — за синтез меланина и два аллельных гена — за синтез красного пигмента. При комплементарном взаимодействии этих генов у человека наблюдаются различные фенотипические проявления:

Ген Признак
M^+ — малое количество меланина в волосе
M^{++} — среднее содержание меланина
M^{+++} — насыщенное содержание меланина
$К_1^-$ — отсутствие красного пигмента
$К_2^+$ — наличие красного пигмента

Сочетания аллелей названных генов дают весь спектр окраски волос, наблюдаемых у человека:

$M^+ M^+ К_1^- К_1^-$ — блондин,
$M^+ M^+ К_2^+ К_2^+$ — ярко-рыжий,
$M^{+++} M^{+++} К_2^+ К_2^+$ — брюнет.

2. *Эпистаз* — взаимодействие неаллельных генов, при котором гены одной аллельной пары подавляют проявление второго неаллельного гена.

Ген	Признак
C	черный пигмент
c	нет пигмента
I	эпистатический ген (подавляет)
i	неэпистатический ген

Возможные генотипы и фенотипы
C-I- — белые куры (подавление)
ccI- (ccii) — белые (нет пигмента)
C-ii — черные
ccii — белые

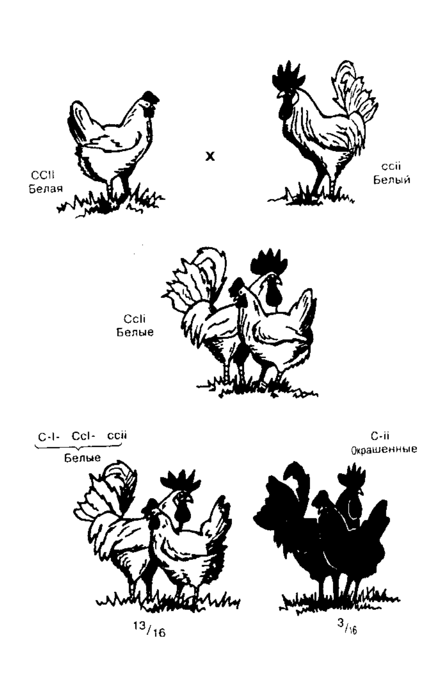


Рис. 35. Наследование окраски у кур при взаимодействии двух пар генов

а) *доминантный* эпистаз — эпистатический ген — доминантный.

Пример. Окраска оперения у кур (рис. 35).

б) *рецессивный* эпистаз — эпистатический ген — рецессивный, ген проявляет действие в гомозиготном рецессивном состоянии и подавляет экспрессию неаллельного гена.

Американский генетик В. Мак-Кьюсик описал случай в Бомбее, когда у женщины с первой группой крови родился ребенок с четвертой группой.

Пример. Бомбейский феномен (Индия, 1959 г.)

(IoIo)

P: ♀ $I^BI^B\underline{hh} \times I^AI^AHH$ ♂

G: I^Bh I^AH

F_1: I^AI^BHh — IV (AB)

(по фенотипу I^0I^0 (I^BI^Bhh), а по генотипу проявляется как I^BI^B).

3. *Полимерия* — взаимодействие неаллельных генов, при котором за один признак в организме отвечают несколько пар неаллельных генов; при этом фенотипическое проявление признака зависит от количества доминантных или рецессивных аллелей.

Пример. Цвет кожи у человека (за цвет кожи отвечают 2—5 генов, каждую пару обозначают индексом — $P_1P_1P_2P_2$).

P — есть пигмент $P_1P_1P_2P_2$ — чернокожий
p — нет пигмента $p_1p_1p_2p_2$ — белый
$P_1p_1P_2p_2$ — мулат

♀ $P_1p_1P_2p_2 \times P_1p_1P_2p_2$ ♂ => возможны варианты от $P_1P_1P_2P_2$ до $p_1p_1p_2p_2$ (вероятность $^1/_{16}$).

По типу полимерии наследуются многие количественные признаки: рост, вес, способность к секреции грудного молока у ♀ и др.

4. *Пенетрантность* — частота или вероятность фенотипического проявления данного признака среди всех особей генетических носителей этого признака.

5. *Экспрессивность* — степень проявления признака от максимальной выраженности до минимальной.

Пример. При полидактилии шестой палец может оказаться нормальным, а может принять вид фаланги.

Пенетрантность и экспрессивность являются результатом влияния всего генотипа и среды на определенный ген.

Сцепленное наследование. Генетическое определение пола. Цитогенетика

Выделяют три основных уровня изучения генетики:
1. *Организменный* — основы заложены Г. Менделем в 1865 г.
2. *Клеточный*, или *цитогенетический* — основы заложены в лаборатории Т. Моргана в 1910 г.
3. *Молекулярный* — начал развиваться с открытием структуры молекулы ДНК (1953 г.).

К началу XX в. с развитием микроскопической техники накопилось множество данных о поведении хромосом. В 1902 г. У. Сеттон сопоставил поведение хромосом и признаков при митозе и мейозе и обнаружил, что хромосомы и признаки «вели себя» аналогично. Впоследствии ученый предположил, что гены находятся в хромосомах. К 1910 г. в лаборатории американского генетика Т. Моргана в результате опытов на плодовой мушке дрозофиле была сформулирована *хромосомная теория наследственности*.

Основные положения хромосомной теории наследственности

1. Наследственные единицы, или гены, локализуются в хромосомах.
2. Каждый ген в хромосоме занимает определенное положение — *локус*. Гены в хромосоме расположены линейно.
3. Гены, находящиеся в одной хромосоме, наследуются сцепленно и образуют группу сцепления. Число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом.
4. Между гомологичными хромосомами возможен обмен участками — *кроссинговер* (рис. 36).
5. Расстояние между генами измеряется в морганидах или процентах кроссинговера: 1 М = 1 %.
6. Расстояние между генами пропорционально процентам кроссинговера, а сила сцепления между генами обратно пропорциональна расстоянию между ними.

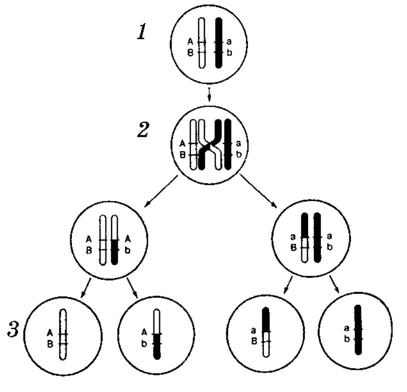


Рис. 36. Кроссинговер: *1* — две гомологичные хромосомы; *2* — их перекрест во время конъюгации; *3* — две новые комбинации

В лаборатории Моргана были проведены различные эксперименты.

Опыты Моргана, доказывающие сцепленное наследование (рис. 37):

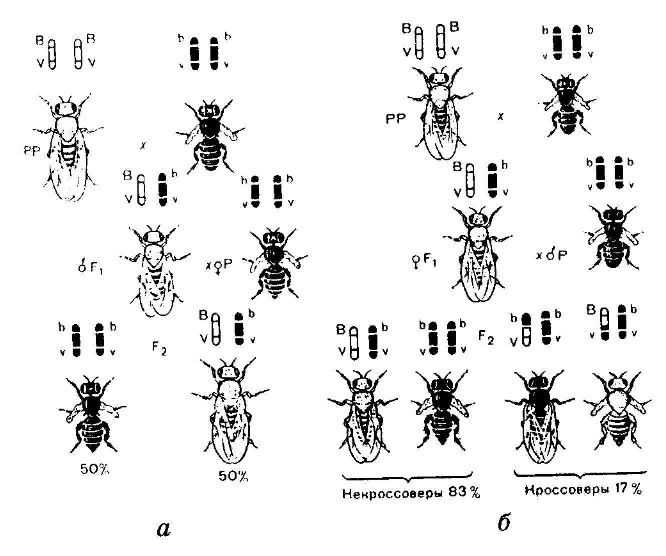


Рис. 37. Сцепленное наследование генов окраски тела и состояния крыльев у плодовой мухи (*Drosophila melanogaster*): *а* — полное сцепление генов вследствие отсутствия перекреста хромосом у самцов дрозофилы: PP — самка серая с длинными крыльями (BBVV) скрещена с черным короткокрылым самцом (bbvv); F_1 — серый самец с длинными крыльями (BbVv) скрещен с черной короткокрылой самкой (bbvv); F_2 — поскольку у самца не происходит кроссинговера, появятся два вида потомков: 50 % — черных короткокрылых и 50 % — серых с нормальными крыльями; *б* — неполное (частичное) сцепление признаков вследствие перекреста хромосом у самок дрозофилы: PP — самка серая с длинными крыльями (BBVV) скрещена с черным короткокрылым самцом (bbvv); F1 — серая самка с длинными крыльями (BbVv) скрещена с черным короткокрылым самцом (bbvv); F2 — поскольку у самки происходит кроссинговер гомологичных хромосом, образуются четыре типа гамет и появятся четыре вида потомков: некроссоверы — серые с длинными крыльями (BbVv) и черные короткокрылые (bbvv), кроссоверы — черные с длинными крыльями (bbVv), серые короткокрылые (Bbvv)

Ген	Признак
B	серое тело
b (black)	черное тело
V	нормальные крылья
v (vestigial)	зачаточные (короткие)

B и V находятся в одной хромосоме

B, V — 7 % (M)

I этап

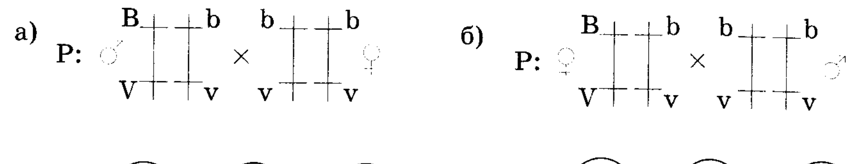
P: ♀ B‖B / V‖V × b‖b / v‖v ♂

G: (B/V) (b/v)

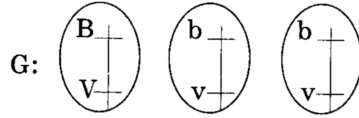
F_1: B‖b / V‖v — серое тело, нормальные крылья

II этап

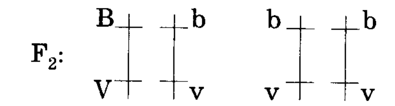
Реципрокное скрещивание — скрещивание самцов (а) и самок (б) с рецессивной гомозиготной особью.



а) G:



F_2:



серое тело, нормальные крылья 50 % — черное тело, короткие крылья 50 %

⇓

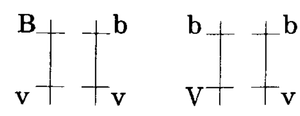
У ♂ дрозофилы полное сцепление (нет кроссинговера) => гены наследуются сцепленно. В результате этого получились только родительские сочетания генов.

б) G: (B/V) (b/v) (b/v) — некроссоверные — 83 %

(B/v) (b/V) — кроссоверные — 17 %

F_2: B‖b / V‖v; b‖b / v‖v

серое тело, нормальные крылья; черное тело, короткие крылья — некроссоверы — 83 %



серое тело, короткие крылья; черное тело, нормальные крылья — кроссоверы — 17 %

У ♀ дрозофилы сцепление неполное. Процент кроссинговера зависит от расстояния между генами.

Генетическое определение пола

Пол — сложный признак, наследование которого определяется развитием *гонад*.

Выделяют несколько типов определения пола в зависимости от числа и состава половых хромосом (рис. 38):

	♀	♂
1. Человек, млекопитающие и др.	XX	XУ
2. Водяной клоп Protenor	XX	X0
3. Некоторые бабочки,	Z0	ZW
птицы, рыбы, земноводные	ZW	ZZ
4. Перепончатокрылые	2n (32 хр.) пчелы	n (16 хр.) трутни

Гомогаметный пол — одинаковые хромосомы.

Гетерогаметный пол — разные хромосомы.

У человека определяющим в развитии пола является наличие У-хромосомы. В ней, по-видимому, находится ключевой ген, играющий роль регулятора. У мутантов при любом количестве X-хромосом добавление У-хромосомы приводит к формированию мужского фенотипа.

XXУ — синдром Клайнфельтера.

X0 — синдром Шершевского—Тернера (♀).

XXXУ, XУУ } ♂

Сцепленное с полом наследование

Признак сцеплен с полом — ген, определяющий развитие этого признака, находится в половой хромосоме. X — сцепленные признаки. У — сцепленные признаки (голандрическое наследование от отца к сыну). Большинство признаков болезней — рецессивные.

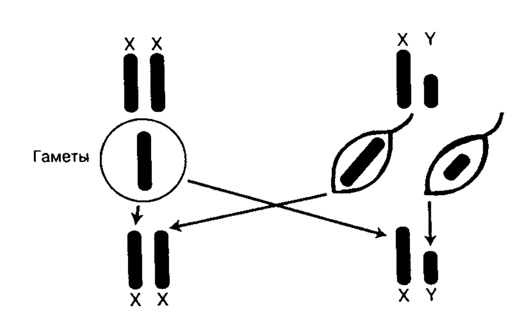


Рис. 38. Хромосомный механизм образования пола:
P: ♀ 44 аутосомы + XX × 44 аутосомы + XY ♂
G: 22 аутосомы + X; 22 аутосомы + X; 22 аутосомы + У
F_1: 44 аутосомы + XX 44 аутосомы + XУ

Цитогенетика

Кариотип — это набор хромосом в соматической клетке организма данного вида. Характеризуется правилами хромосом:

правило постоянства числа хромосом;

правило парности гомологичных хромосом (у диплоидных видов; одна хромосома получена от отца, другая — от матери);

правило индивидуальности — определенное строение хромосом (размер, форма, содержание генов);

правило непрерывности — перед делением клетки ДНК удваивается по принципу комплементарности.

Все хромосомы подразделяют на аутосомы и половые хромосомы.

Половые — это хромосомы, определяющие формирование мужского и женского полов.

Аутосомы — все хромосомы в клетках, за исключением половых.

Пример:

1) кариотипы человека — 46 хромосом, 23 пары хромосом
22 пары аутосом + XX или XУ; 22 А + XX; 22 А + XУ;
2) кариотип дрозофилы — 8 хромосом;
3) кариотип аскариды — 2 хромосомы;
4) кариотип собаки — 78 хромосом.

В зависимости от расположения центромеры хромосомы бывают:

1. *Метацентрические* — равноплечие.
2. *Субметацентрические* — неравноплечие.
3. *Акроцентрические* — палочковидные.
4. *Телоцентрические* — центромера расположена на конце хромосомы.

Развитие методов окраски и микроскопирования привело к появлению метода *дифференциального окрашивания*. Каждая хромосома имеет свой индивидуальный рисунок расположения эухроматиновых и гетерохроматиновых участков.

В 1968 г. шведский цитолог Т. Касперссон с коллегами, а в 1971 г. Парижская конференция классифицировали методы стандартизации хромосом (разбивка по группам): всего *семь групп* — по величине и положению центромеры (рис. 39).

Пример.

1. Группа А — № 1, 2, 3 — крупные метацентрические.
2. X-хромосома — группа С, средняя субметацентрическая.
3. У-хромосома — группа G, мелкая акроцентрическая.

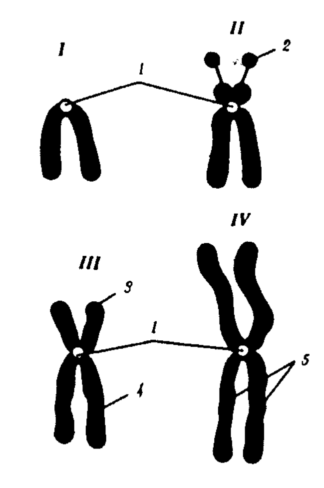


Рис. 39. Формы хромосом: I — телоцентрическая; II — акроцентрическая; III — субметацентрическая; IV — метацентрическая. *1* — центромера; *2* — спутник; *3* — короткое плечо; *4* — длинное плечо; *5* — хроматиды

Уровни компактизации (укладки) хромосом

В разные фазы клеточного цикла (интерфаза или митоз (мейоз) хромосомы имеют разное строение.

В процессе интерфазы в клетке большая часть наследственного материала активна, поэтому деспирализована и называется *эухроматином*; часть неактивного ДНК компактно собрана и образует *гетерохроматин* (например, тельце Барра — компактизованная X-хромосома у ♀).

При делении из хроматиновых нитей образуются хромосомы.

У человека длина хромосом в 10 тыс. раз меньше исходной длины молекулы ДНК.

Выделяют несколько уровней компактизации ДНК:

1. ДНК (d = 2 нм).

2 нм

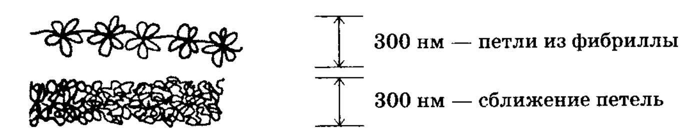
2. Нуклеосомный — «бусы по нитке» (d ≈ 10 нм).

11 нм

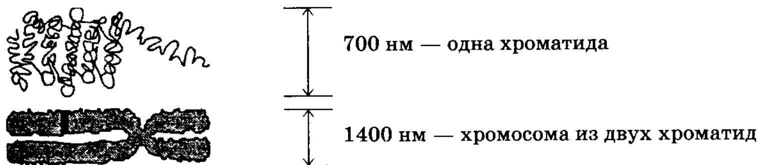
3. Соленоид — «спираль» (d ≈ 20 – 30 нм).

30 нм

4. «Петли» — интерфазная хромонема (d ≈ 100 – 300 нм).



5. Метафазная хроматида (d ≈ 500 – 600 нм) — видна в световой микроскоп.



Компактизация хромосом может использоваться как регулятор активности генов: спирализована — не активна, деспирализована — активна.

Пример. Одна из двух X-хромосом у женщин в норме не активна ⇒ спирализована, образует гетерохроматиновое тельце Барра (половой X-гетерохроматин).

У женщины с кариотипом 46, XX — 1 тельце Барра.

У мужчины с кариотипом 46, XY — 0 телец Барра.

У мужчины с синдромом Клайнфельтера 47, XXY — 1 тельце Барра.

Политенная хромосома — хромосома, образующаяся в результате многократной репликации нити ДНК без ее расхождения. В результате одна хромосома может состоять из более 1 тыс. двухцепочечных молекул ДНК. Такие хромосомы встречаются в клетках слюнных желез насекомых, в клетках их мальпигиевых сосудов.

Политенные хромосомы хорошо видны в световой микроскоп, когда клетка находится в интерфазе. Генетики используют эти хромосомы для составления генетических карт и, следовательно, для определения положения генов в хромосомах.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА

Материальным субстратом наследственности и изменчивости являются нуклеиновые кислоты. Различают два вида нуклеиновых кислот: ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) и РНК (рибонуклеиновая кислота). Химически наиболее устойчива ДНК. Молекула ДНК является субстратом наследственности и изменчивости в большинстве живых систем. РНК — основа наследственности у многих вирусов (вирус табачной мозаики, ретровирусы позвоночных).

ДНК и **РНК** — это полимеры, мономерами которых являются нуклеотиды (рис. 40).

Соединение нуклеотидов в цепи происходит за счет образования фосфоэфирной связи между OH-группой (*) и фосфатной группой следующего нуклеотида. Схему строения ДНК см. в разделе «Цитология».

На принципе комплементарности основаны *механизмы матричного синтеза*:

1) *Репликация* ДНК (удвоение).
2) *Транскрипция* — синтез РНК на матрице ДНК.
3) *Трансляция* — синтез белка на рибосоме.

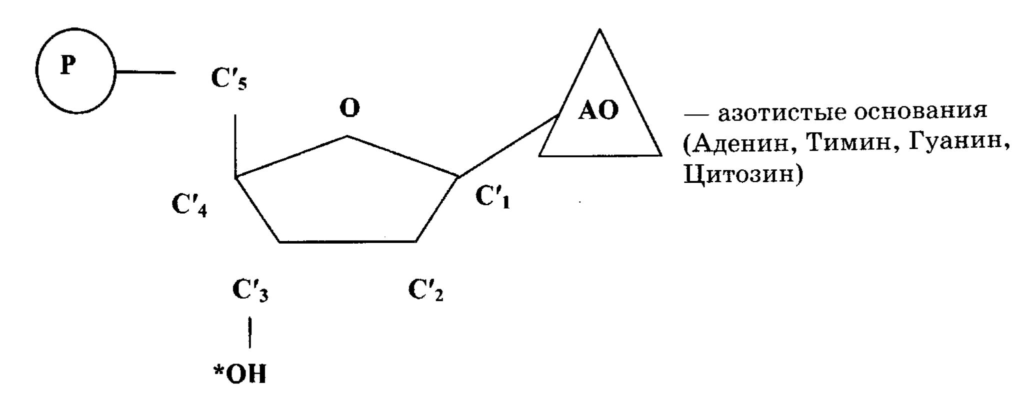


Рис. 40. Схема строения нуклеотида

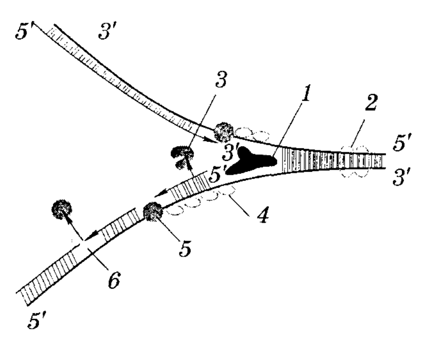


Рис. 41. Репликация ДНК: *1* — ДНК-геликаза; *2* — ДНК-топоизомераза; *3* — РНК-праймаза; 4 — дестабилизирующие белки; *5* — ДНК-полимераза образует ДНК, удлиняет фрагменты Оказаки, удаляет рибонуклеотиды; *6* — ДНК-лигаза сшивает фрагменты Оказаки

Репликация ДНК

Для всех эукариотических организмов репликация ДНК происходит полуконсервативным методом.

Полуконсервативный метод репликации заключается в том, что полученные дочерние молекулы ДНК содержат одну цепочку от материнской молекулы ДНК (консервативную), а вторую — вновь синтезированную.

Репликация ДНК — сложный процесс, происходящий в ядре с участием ферментов.

Основные ферменты, участвующие в репликации ДНК, и их роль (рис. 41):

ДНК-геликаза — расплетает спираль;
ДНК-топоизомераза — раскручивает спираль;
ДНК-полимераза — осуществляет синтез дочерней цепи;
ДНК-лигаза — «сшивает» фрагменты Оказаки.

Дочерняя цепь ДНК синтезируется только в направлении $5' \to 3'$.

Лидирующая цепь — материнская цепь ДНК, на которой идет непрерывный синтез с $3' \to 5'$.

Запаздывающая цепь (отстающая) — материнская цепь ДНК, на которой идет прерывистый синтез с образованием фрагментов Оказаки и каждый фрагмент имеет направление с $3' \to 5'$.

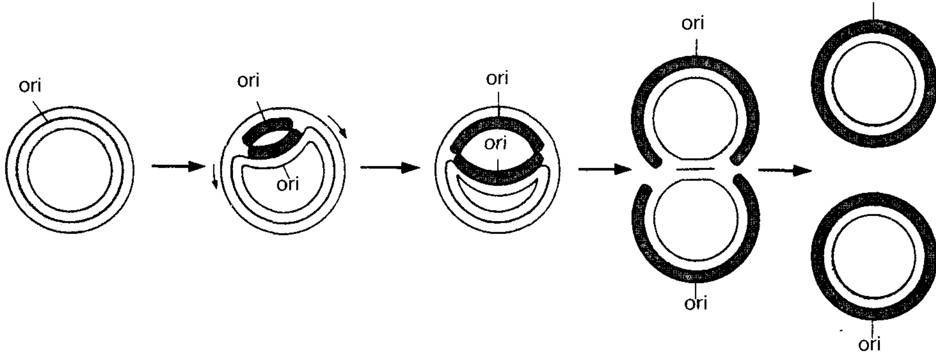


Рис. 42. Репликация у эукариот. Репликация инициируется в специфическом участке ДНК, называемом точкой «начала» репликации (ori). Растущие цепи образуют репликативные вилки. Синтез новых цепей ДНК происходит в репликативных вилках, перемещающихся в двух направлениях

Репликация у эукариотов происходит в нескольких местах на каждой хромосоме — это *полирепликонный механизм*.

У прокариот, имеющих кольцевую молекулу ДНК, распространен *монорепликонный механизм*, т. е. синтез начинается в одной точке (рис. 42).

Реализация генетической информации в клетке. Биосинтез белка

Все многообразие белковых молекул в живых организмах закодировано в молекулах ДНК (РНК).

Генетический код — это последовательность триплетов нуклеотидов в нуклеиновых кислотах, задающая соответствующий порядок аминокислот в белках.

Предположение о существовании генетического кода было высказано в 1954 г. американским физиком Г. Гамовым. В 1959 г. генетический код был расшифрован американскими биохимиками М. Ниренбергом, С. Очоа и Х. Кораной.

Из четырех нуклеотидов, комбинируя их по три, можно составить $4^3 = 64$ триплета. Из 64 триплетов три являются бессмысленными, или «нонсенс-триплетами» — они не шифруют аминокислоту; при считывании информации на уровне м-РНК выполняют функцию стоп-кодонов — триплеты АТТ, АЦТ, АТЦ (в м-РНК им соответствуют кодоны УАА, УГА, УАГ). Остальные триплеты (61) кодируют определенные аминокислоты.

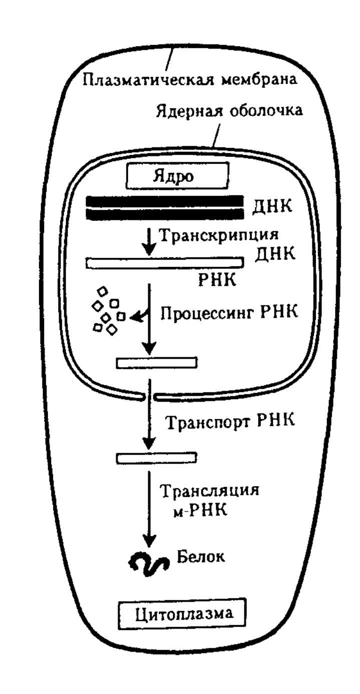


Рис. 43. Схема процесса экспрессии генетической информации

Свойства генетического кода

1. Универсальность — код един для всех организмов (за некоторыми исключениями — например, ДНК митохондрий).
2. Вырожденность — каждая аминокислота, кроме метионина, кодируется несколькими триплетами ДНК (РНК).
3. Неперекрываемость — кодоны в м-РНК считываются как отдельные самостоятельные единицы.
4. Специфичность — каждый триплет кодирует только одну аминокислоту.
5. Наличие стартового кодона АУГ и терминирующих кодонов (стоп-кодоны), регулирующих трансляцию.

В сложном процессе реализации генетической информации выделяют четыре основных этапа (рис. 43): *транскрипцию, процессинг, трансляцию, посттрансляционные изменения белка*.

Таблица генетического кода

Аминокислота	Кодоны и-РНК
Фенилаланин	УУУ, УУЦ
Лейцин	УУА, УУГ, ЦУУ, ЦУЦ, ЦУА, ЦУГ
Изолейцин	АУУ, АУЦ, АУА
Метионин	АУГ
Валин	ГУУ, ГУЦ, ГУА, ГУГ
Серин	УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ, АГУ, АГЦ
Пролин	ЦЦУ, ЦЦЦ, ЦЦА, ЦЦГ
Треонин	АЦУ, АЦЦ, АЦА, АЦГ
Аланин	ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА, ГЦГ
Тирозин	УАУ, УАЦ
Гистидин	ЦАУ, ЦАЦ
Глутамин	ЦАА, ЦАГ
Аспарагин	ААУ, ААЦ
Лизин	ААА, ААГ
Аспарагиновая кислота	ГАУ, ГАЦ
Глутаминовая кислота	ГАА, ГАГ
Цистеин	УГУ, УГЦ
Триптофан	УГГ
Аргинин	ЦГУ, ЦГЦ, ЦГА, ЦГГ, АГА, АГГ
Глицин	ГГУ, ГГЦ, ГГА, ГГГ

Транскрипция

Транскрипция — это синтез РНК на матрице ДНК.

В процессе транскрипции участвуют многие ферменты, которые осуществляют репликацию (ДНК-геликаза, ДНК-топоизомераза, РНК-полимераза).

В сложных биосинтетических процессах транскрипции и трансляции выделяют инициацию, элонгацию и терминацию (рис. 44).

Инициация — связывание РНК-полимеразы (фермента, осуществляющего синтез РНК) с промотором и образование первой связи между двумя нуклеотидами. *Промотор* — участок ДНК, содержащий высококонсервативную последовательность нуклеотидов ТАТА, который служит для узнавания и связывания с РНК-полимеразой.

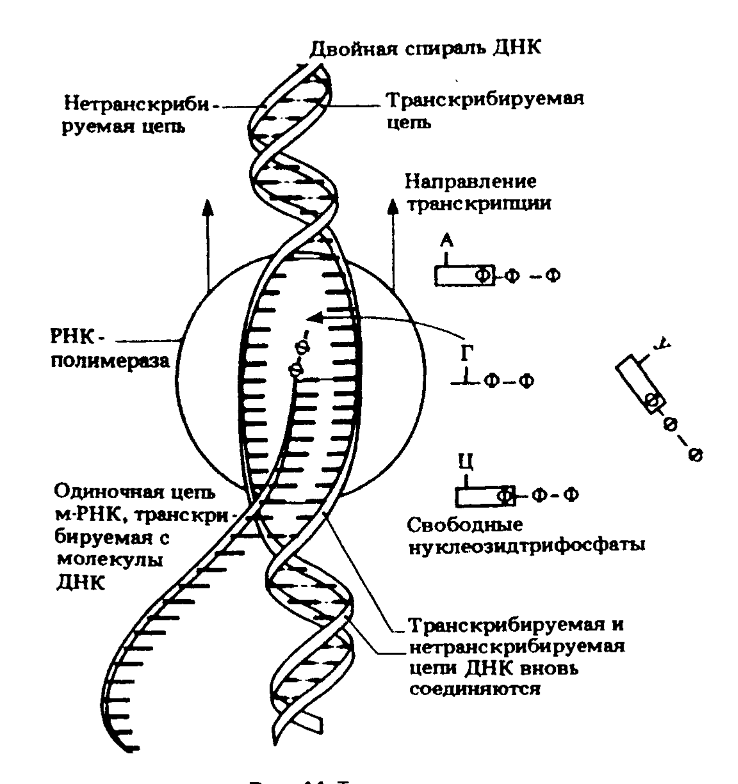


Рис. 44. Транскрипция

Элонгация — удлинение полинуклеотидной цепи РНК. Элонгация РНК происходит до терминирующей транскрипцию последовательности.

Терминация — окончание синтеза РНК.

В результате транскрипции образуются несколько видов РНК:

1. *р-РНК (рибосомная)*:
   а) синтезируется с помощью РНК-полимеразы I;
   б) образуется на участках ДНК в зоне ядрышкового организатора или в области вторичной перетяжки (хромосомы: 13, 14, 15, 21, 22);
   в) является структурным компонентом рибосом;
   г) обеспечивает связывание рибосом с нуклеотидной последовательностью м-РНК (последовательность нуклеотидов Шайна—Дальгарна в лидерном участке у прокариот и аналогичная у эукариот).
2. *т-РНК (транспортная)*:
   а) синтезируется с помощью РНК-полимеразы III;
   б) транспортирует соответствующие аминокислоты к месту синтеза белка, т. е. к рибосомам;
   в) в цитоплазме клетки обнаруживаются различные т-РНК для транспорта 20 аминокислот;

г) каждой т-РНК соответствует свой специфический фермент кодаза (аминоацил-т-РНК-синтетаза). Кодаза узнает антикодон т-РНК и присоединяет к ней нужную аминокислоту.

Строение т-РНК: размер 75—100 нуклеотидов; имеет комплементарные участки, за счет которых образуется структура «клеверного листа», или «трилистника»; к 3′—ОН концу присоединяется аминокислота.

3. *и-РНК (информационная)*:

а) синтезируется с помощью РНК-полимеразы II;

б) образуется на матрице кодогенной цепи. *Кодогенная цепь* — одна из двух цепей в молекуле ДНК, кодирующая определенный полипептид.

Строение и-РНК:

У эукариот: кодирующие участки (экзоны), некодирующие участки *(интроны)*, регуляторные участки (*лидерная* и *трейлерная последовательность*).

У прокариот в большинстве случаев и-РНК состоит практически целиком из кодирующей последовательности. Гены прокариот не имеют интронной структуры, но содержат свои регуляторные участки.

4. *мя-РНК (малая ядерная РНК)*:

а) содержит ~ 50—200 нуклеотидов;

б) входит в состав мя-РНК, осуществляющих сплайсинг;

в) содержит концевые участки, комплементарные сайту сплайсинга (вырезания) интронов.

Все совокупности молекул РНК в ядре образуют пул — гетерогенную ядерную систему РНК (гя-РНК). В состав этого пула гя-РНК входят также молекулы РНК, подвергающиеся «созреванию», или процессингу перед выходом из ядра в цитоплазму.

Процессинг эукариотических и-РНК

Процессинг — это «созревание» первичного транскрипта и-РНК и превращение и-РНК в м-РНК, которое включает следующие этапы:

1. *Сплайсинг* — вырезание интронов и сшивание экзонов (НТО — нетранслируемые области, лидерная и трейлерная).

Сплайсинг
5′ КЭП ... АААААААА 3′
НТО Э1 Э3 Э2 Э4 НТО

Альтернативный сплайсинг — существование различных способов вырезания интронов из одной и той же и-РНК. В результате одна и-РНК может образовать несколько разных м-РНК. Используется для увеличения разнообразия синтезируемых белков, например для образования м-РНК различных антител.

2. *Кэпирование* — защита 5′ конца м-РНК (за счет присоединения к нему гуанозинтрифосфата в противоположном направлении).

3. *Полиаденилирование* — защита 3′ конца м-РНК путем присоединения цепочки из 100—200 нуклеотидов А.

Кэпирование, полиаденилирование
5′ КЭП ... АААААААА 3′
НТО Э1 И1 Э2 И2 Э3 И3 РЭ И3 Э4 НТО

Транслируемая область
5′ КЭП АУГ ... Стоп 3′ Поли(А)
НТО НТО

В зрелой и-РНК выделяют КЭП, транслируемую область (сшитые в одно целое экзоны), нетранслируемые области (НТО) и полиадениловый «хвост».

4. *Метилирование* — изменение первых нуклеотидов транскрипта.

Процессинг завершается соединением м-РНК со специфическими белками и выходом в цитоплазму клетки через ядерные поры.

Трансляция

Трансляция — это процесс биосинтеза полипептидной цепи на матрице м-РНК, происходящий в рибосомах (перевод «языка» нуклеотидов на «язык» аминокислот).

Процесс трансляции можно разделить на три этапа (рис. 45):

1. *Инициация* — сборка рибосомы (требует присутствия Mg^{2+} и факторов трансляции):

присоединение малой субъединицы рибосомы к м-РНК;
взаимодействие первого (стартового) кодона м-РНК АУГ с т-РНК, несущей аминокислоту метионин;
присоединение большой субъединицы.

2. *Элонгация* — удлинение полипептидной цепи:

начинается с образования первой пептидной связи между аминокислотами;
заканчивается при «прочтении» последовательности м-РНК до стоп-кодона на РНК;
основной фермент в рибосоме, участвующий в образовании пептидной связи, — пептидилтрансфераза.

3. *Терминация* — завершение синтеза:

происходит узнавание стоп-кодона (УАА, УАГ, УГА);
к последней аминокислоте в полипептиде присоединяется вода, и она отщепляется от т-РНК;
пептидная цепь отделяется от рибосомы;
рибосома распадается на две субъединицы.

Посттрансляционные изменения белков

Некоторые синтезированные белки не активны без последующего «созревания» — модификации. Например, инсулин исходно синтезируется в клетках поджелудочной железы в виде длинного полипептида пре-проинсулина, после отщепления N-концевой, затем средней части пептида он превращается в инсулин.

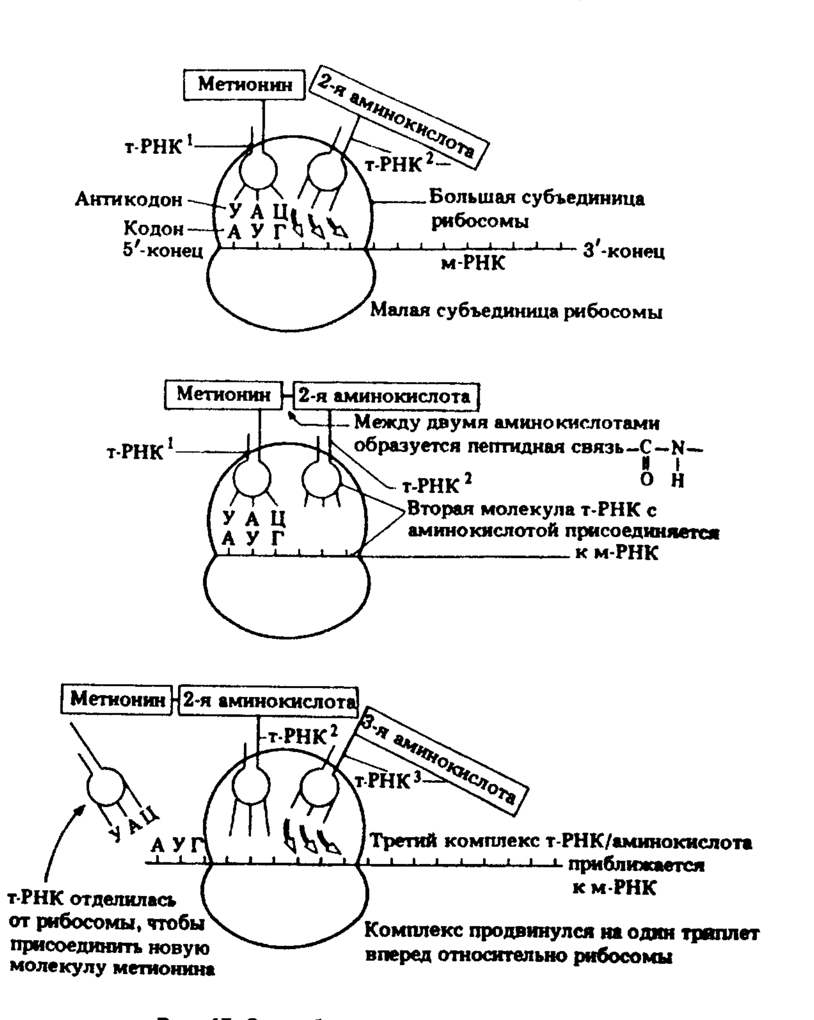


Рис. 45. Схема биосинтеза белка на рибосоме

Регуляция работы генов (генная экспрессия)

Прокариоты. Что «включает» или «выключает» гены? Почему начинается транскрипция, а затем и трансляция? Знание ответов на эти вопросы позволило бы решить многие проблемы, связанные с развитием и болезнями организма. Одной из первых попыток решения этого очень сложного вопроса стало создание *модели лактозного оперона*.

В 1961 г. французы Ф. Жакоб и Ш. Моно изучали биосинтез ферментов, расщепляющих дисахарид лактозу.

Бактерия *E. coli* (кишечная палочка) в отсутствие лактозы не синтезирует ферменты для ее потребления. При добавлении лактозы начинается транскрипция и трансляция нужных ферментов (рис. 46):

- лактоза связывается с белком-репрессором;
- репрессор уходит со своего места на молекуле ДНК (операторе);
- открывается «путь» для работы РНК-полимеразы;
- синтезируются м-РНК и соответствующие ферменты для расщепления лактозы;
- лактоза расщепляется;
- с расщеплением последней молекулы лактозы белок-репрессор вновь становится свободным, «садится» на ДНК-оператор, блокирует транскрипцию.

При добавлении лактозы ход событий снова повторяется. Белок-репрессор кодирует отдельный ген — регулятор. Эта схема работы гена у бактерии получила название экспрессии.

Оперон — это группа структурных генов (цистронов), находящихся под контролем общих регуляторных элементов (последовательностей ДНК и белков-регуляторов).

Синтезируемая м-РНК у прокариот полицистронна, т. е. имеет несколько структурных генов.

Эукариоты. Синтезируемые м-РНК являются матрицами для отдельных пептидов, т. е. они моноцистронные. Каждый ген в опероне имеет свою систему регуляции. К регулирующим элементам процесса экспрессии относят ДНК-последовательности и белки-регуляторы.

ДНК-последовательности:

промоторы — усиливают транскрипцию в десятки и сотни раз;
энхансеры — находятся на большом расстоянии от гена;
сайленсеры («глушители») — находятся на значительном расстоянии, снижают транскрипцию.

Белки-регуляторы — это белковые факторы транскрипции, которые могут быть общими для разных групп генов.

Активность генов может также регулироваться путем изменения степени компактизации хроматина (спирализации).

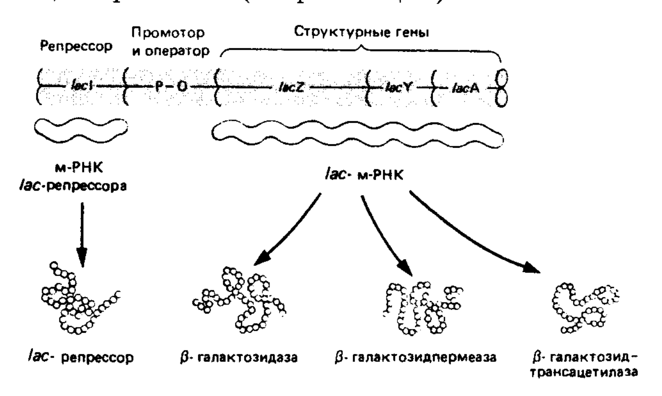


Рис. 46. Лактозный оперон

МЕДИЦИНСКАЯ ГЕНЕТИКА

Особенности генетики человека состоят в следующем:

позднее половое созревание и длительная смена поколений (~ 30 лет);
малое количество потомков;
сложный кариотип (много хромосом и групп сцеплений);
на людях запрещены экспериментальные браки;
социальное неравенство.

Существенным фактором, облегчающим задачи изучения генетики человека, служат многочисленные и многолетние данные по анализу различных признаков.

Основные методы изучения генетики человека

Генеалогический метод

Метод введен в конце XIX в. английским ученым Ф. Гальтоном. Основан на составлении и анализе родословных. Условные обозначения введены в 1931 г. Г. Юстом (используются в настоящее время) (рис. 47).

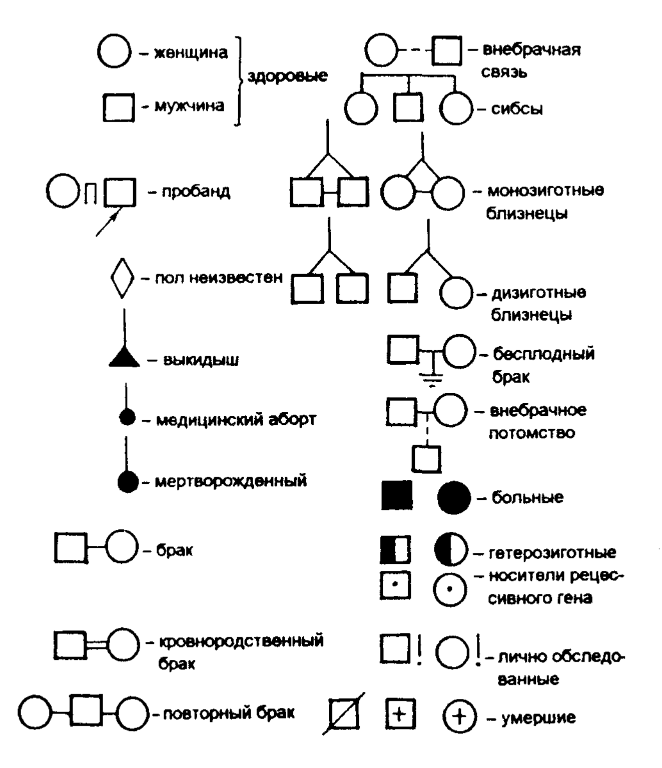


Рис. 47. Условные обозначения при составлении родословных по Г. Юсту

Сущность метода:

составление родословной (путем опроса) с использованием символов. *Пробанд* — человек, родословную которого изучают;
генеалогический анализ. Позволяет выяснить тип наследования многих признаков.

Основные типы наследования признаков:

1. *Аутосомно-доминантный тип наследования* (ген находится в аутосоме, является доминантным).

Характерные признаки аутосомно-доминантного типа наследования:

признак проявляется в каждом поколении (по вертикали);
передача признака (заболевания) от родителей детям;
оба пола поражаются с одинаковой частотой.

Примеры наследования по аутосомно-доминантному типу:

синдром Марфана («паучьи» пальцы, аневризма аорты, подвывих хрусталика);
полидактилия (шесть пальцев);
брахидактилия (короткие пальцы).

Иногда при анализе родословной обнаруживается особая ситуация — доминантный ген не проявляется, т. е. не пенетрирует. При этом вид родословной меняется.

Пенетрантность — это частота проявления гена среди носителей данного гена, если ген проявляется, то он пенетрантен. Пенетрантность представляет собой отношение особей, имеющих данный признак, к особям, имеющим данный ген. Выражается в процентах. Например, пенетрантность синдрома Марфана — 30 %; ретинобластомы (опухоль сетчатки) — 80 %.

Экспрессивность — это степень выраженности гена. Степень выраженности признака также учитывают при составлении родословной.

2. *Аутосомно-рецессивный тип наследования* (ген находится в аутосоме, является рецессивным).

Характерные признаки аутосомно-рецессивного типа наследования:

признак проявляется не в каждом поколении (чаще при близкородственных браках);
больные дети рождаются от фенотипически здоровых родителей (носителей гена);
оба пола наследуют признак с одинаковой частотой.

Примеры наследования по аутосомно-рецессивному типу:

альбинизм (нарушение обмена аминокислот и синтеза пигмента меланина);
фенилкетонурия (нарушен обмен фенилаланина ⇒ происходит накопление в моче продуктов его окисления, действующих на центральную нервную систему).

3. *X-сцепленный доминантный тип наследования* (ген находится в X-хромосоме, является доминантным).

В Х-хромосоме находится более 200 генов. У женщин аномальный ген может находиться в одной (гетерозигота) или в обеих (гомозигота) Х-хромосомах; у мужчин только в одной Х-хромосоме. У мужчин всегда присутствует только один аллель гена (гемизиготность), сцепленного с Х-хромосомой.

Гемизиготность — это присутствие в организме только одного аллеля какого-либо гена.

Пример:

гены в Х-хромосоме у мужчин — ХУ;
гены в У-хромосоме у мужчин — ХУ;
гены в Х-хромосоме у женщин — Х0 (синдром Шерешевского—Тернера).

Характерные признаки Х-сцепленного доминантного типа наследования:

заболевание прослеживается в каждом поколении;
если болен отец, то все дочери будут больными, а сыновья — здоровыми;
если больна мать, то вероятность рождения больного ребенка равна 50 % независимо от пола;
болеют как мужчины, так и женщины (больных женщин в семье в два раза больше, чем больных мужчин).

Примеры Х-сцепленного доминантного наследования:

коричневая окраска эмали зубов;
витамин D-резистентный рахит.

4. *Х-сцепленный рецессивный тип наследования* (ген находится в Х-хромосоме, является рецессивным).

Характерные признаки Х-сцепленного рецессивного типа наследования:

болеют преимущественно мужчины;
больные дети рождаются от фенотипически здоровых родителей, но мать больного является гетерозиготной носительницей соответствующего гена;
больные мужчины не передают заболевание сыновьям, но все дочери — носительницы соответствующего гена.

Примеры Х-сцепленного рецессивного наследования:

гемофилия А (несвертываемость крови) (рис. 48);
миопатия Дюшенна (атрофия мышечных волокон);
дальтонизм.

5. *У-сцепленное наследование* (ген находится в У-хромосоме; всегда в гемизиготном состоянии, поэтому всегда проявляется).

Характерные признаки У-сцепленного наследования: гены, локализованные в У-хромосоме, передаются только сыновьям (голандрическое наследование); дочери всегда здоровы, т. к. никогда не получают У-хромосому.

Пример У-сцепленного наследования: гипертрихоз мочки уха («мохнатые уши»).

6. *Голандрическое наследование* — это наследование признака только по мужской линии (передача от отца к сыну).

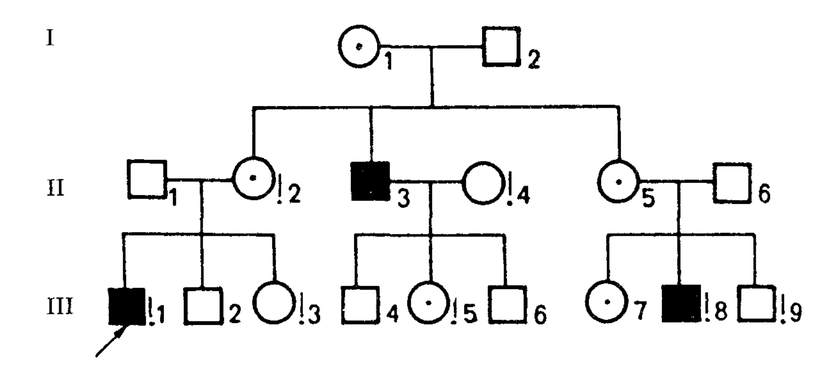


Рис. 48. Родословная семьи с гемофилией А

Цитогенетический метод

Метод включает экспресс-диагностику пола (определение Х- и У-хроматина) и *кариотипирование* — определение количества и качества хромосом с целью диагностики хромосомных болезней (геномных мутаций, хромосомных аберраций).

Материалом для цитогенетического исследования могут быть клетки периферической крови (лимфоциты); клетки, полученные при амниоцентезе или биопсии хориона.

Экспресс-диагностика — это исследование полового Х-гетерохроматина (тельца Барра) в ядрах клеток слизистой оболочки ротовой полости или в других клетках.

В норме у женщин, имеющих две Х-хромосомы, одна инактивируется, образуя гетерохроматиновую глыбку в ядре — тельце Барра. У мужчин (ХУ) ее нет.

Мужской У-половой хроматин (F-тельце) определяют путем специального окрашивания и просмотра в люминесцентном микроскопе. У-хроматин выделяется как сильно светящаяся точка. Число У-телец соответствует числу У-хромосом в кариотипе.

Кариотипирование — это анализ фотокариограммы. Для анализа кариотипа хромосомы располагают по группам в виде идиограммы (рис. 49).

Идиограмма — это систематизированный кариотип.

Согласно Денверской классификации (Денвер, США, 1960 г.) хромосомы располагают попарно по мере убывания их величины, с учетом расположения центромеры, наличия вторичных перетяжек и спутников. Половые хромосомы выделяются отдельно.

Парижская классификация (1971 г.) основана на методе дифференциальной окраски хромосом. В каждой паре хромосом проявляется характерный только для нее уникальный порядок чередования темных и светлых полос гетеро- и эухроматина.

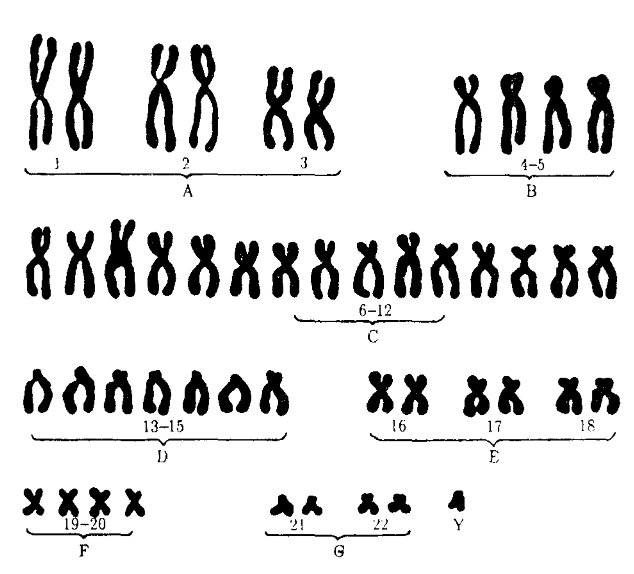


Рис. 49. Кариотип человека

Хромосомы человека разделяют на семь групп:

1. A — крупные метацентрические (1, 2, 3).
2. B — крупные субметацентрические (4, 5).
3. C — средние субметацентрические (6—12).
4. D — средние акроцентрические с вторичной перетяжкой (13, 14, 15).
5. E — более мелкие субметацентрические (16, 17, 18).
6. F — мелкие метацентрические (19, 20).
7. G — мелкие акроцентрические с вторичной перетяжкой (21, 22).

Половая X-хромосома относится к группе C, средняя метацентрическая; У-хромосома — мелкий акроцентрик.

Генетика соматических клеток

Эта дисциплина изучает наследственность и изменчивость соматических клеток, используя культуру клеток различных тканей и органов.

Существуют следующие методы генетики соматических клеток человека:

1. *Простое культивирование.*
2. *Гибридизация* — слияние клеток разных типов (например, клетки «человек-мышь» постепенно теряют хромосомы; можно устанавливать группы сцепления по одновременно исчезающим признакам).
3. *Клонирование* — получение потомков одной клетки, например гибридом. *Гибридома* — это клеточный гибрид, полученный путем слияния нормального лимфоцита и опухолевой клетки; производит моноклональные антитела одного типа.
4. *Селекция* — отбор клеток с заранее заданными свойствами.

Метод дерматоглифики

Этот метод представляет собой изучение папиллярных узоров пальцев, ладоней, стоп.

Дерматоглифические узоры индивидуальны и не меняются в течение всей жизни. Дерматоглифический анализ позволяет определить зиготность близнецов (моно- или ди-), некоторых геномных и хромосомных мутаций (болезни Дауна, Патау и др.), провести идентификацию личности в криминалистике.

Близнецовый метод

Метод позволяет оценить роль наследственности и среды в развитии признака.

Близнецы бывают монозиготными и дизиготными.

Монозиготные близнецы развиваются из одной оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) в результате ее разделения надвое (на стадии дробления) с образованием двух эмбрионов. Монозиготные близнецы имеют одинаковые генотипы, всегда одного пола; имеют высокую степень сходства (конкордантность) по многим признакам. Различие их признаков зависит только от факторов внешней среды.

Дизиготные близнецы рождаются из двух или более одновременно овулировавших и оплодотворенных разными сперматозоидами яйцеклеток. Они имеют разные генотипы, могут быть одного или разного пола. Они сходны между собой не больше, чем братья и сестры, рожденные порознь. Характеризуются дискордантностью — несходством по многим признакам. Благодаря одновременному рождению и воспитанию имеют общие средовые факторы. Различие признаков в основном связано с генотипами.

Для доказательства роли наследственности сравнивают долю (%) конкордантных пар (одинаковых по конкретному признаку) среди моно- и дизиготных близнецов.

Данные о конкордантности близнецов по некоторым признакам приведены в таблице.

Признаки	Конкордантность (сходство), %	
	Монозиготные	Дизиготные
Группа крови	100	46
Цвет глаз	99,5	28
Цвет волос	97	23
Косолапость	32	3
Эпилепсия	67	3
Шизофрения	70	3
Туберкулез	37	15
Корь	98	94
Сахарный диабет	65	18

Благодаря близнецовому методу была выяснена наследственная предрасположенность человека к ряду заболеваний: шизофрении, эпилепсии, сахарному диабету и др.

Биохимические методы

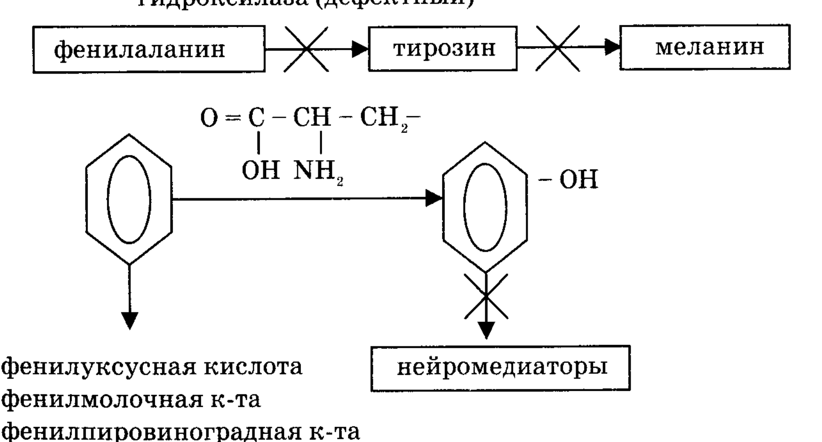
Эти методы основаны на изучении обмена веществ (ферментов, аминокислот и т. д.) методами биохимии. Они позволяют обнаружить нарушения в обмене веществ, вызванные изменениями генов, и, как следствие, активности различных ферментов. Кроме того, позволяют установить гетерозиготное носительство некоторых заболеваний.

Наследственные болезни обмена веществ подразделяются на болезни углеводного обмена (сахарный диабет), обмена аминокислот, липидов и т. д.

Пример. Фенилкетонурия — болезнь аминокислотного обмена. Блокируется превращение незаменимой аминокислоты фенилаланина в тирозин, при этом фенилаланин окисляется в фенилпировиноградную кислоту, которая выводится с мочой. Заболевание приводит к развитию слабоумия у детей. Раннее выявление и исключение фенилаланина из питания позволяют приостановить развитие заболевания.

Химические процессы в организме при фенилкетонурии

фермент фенилаланин-
гидроксилаза (дефектный)



Популяционно-статистический метод

Это метод изучения распространения наследственных признаков (наследственных заболеваний) в популяциях. Существенным моментом при использовании этого метода является статистическая обработка данных.

Популяционно-статистический метод позволяет рассчитать в популяции частоту нормальных и патологических генов и генотипов: гетерозигот, гомозигот доминантных и рецессивных.

Частота генотипов и фенотипов рассчитывается по *формуле Харди—Вайнберга*:

$p^2 + 2pq + q^2 = (p + q)^2 = 1$,

где p — частота доминантного гена A,

q — частота рецессивного гена a,

q^2 — частота гомозигот по рецессивному гену aa.

Важно, что по этой формуле можно рассчитать частоту гетерозигот по патологическим рецессивным генам, которые находятся в скрытом состоянии.

Пример. Частота фенилкетонурии (aa) в популяции 1:10000,

значит, $q^2_{aa} = 0{,}0001$; $q = 0{,}01$

$p + q = 1$,

тогда $p = 1 - q = 1 - 0{,}01 = 0{,}99$

$2pq_{Aa} = 2 \times 0{,}99 \times 0{,}01 = 0{,}0198 \sim 0{,}02$ или 2 %.

Значит, частота гетерозигот по гену фенилкетонурии в изучаемой популяции составляет 2 %.

Методы пренатальной (во время беременности) диагностики

Амниоцентез — отбор (проба) амниотической жидкости с целью цитогенетического или биохимического исследования для диагностики наследственных заболеваний.

Позволяет выяснить генные болезни обмена веществ и хромосомные болезни.

Отбор амниотической жидкости проводят под контролем ультразвукового исследования на 14—16-й неделе беременности.

Определение белка альфафетопротеина (АФП) в сыворотке крови беременной или в амниотической жидкости. АФП — гликопротеид, который продуцируется печенью плода.

Исследование проводят на 14—16-й неделе беременности.

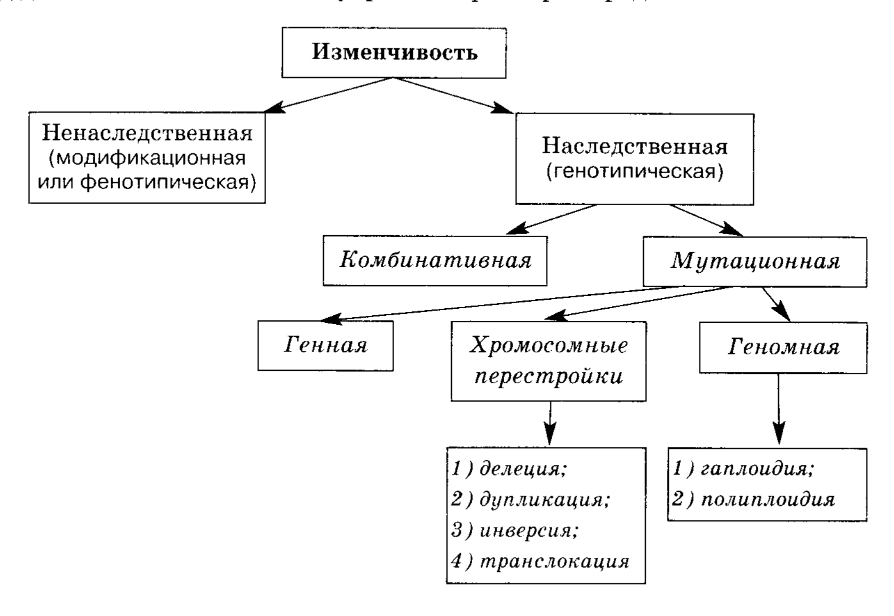
Уровень белка АФП повышается при ряде аномалий развития плода, таких как анэнцефалия (отсутствие мозга), внутриутробная гибель плода. Снижение АФП происходит при хромосомной патологии (синдром Дауна, Эдвардса и др.).

Ультразвуковое исследование плода — наиболее распространенный метод. Он основан на способности ультразвуковой волны отражаться от поверхности раздела двух сред, отличающихся личной плотностью, что позволяет получить изображение на экране. Исследование проводят на различных сроках беременности.

Метод позволяет диагностировать грубые пороки мозга, пороки конечностей, почек и др.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ. ТИПЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ. РЕПАРАЦИЯ ДНК

Изменчивость — это свойство организмов давать отклонения в признаках под действием внешних и внутренних факторов среды.



Изменчивость организмов можно разделить на два вида: ненаследственная (модификационная или фенотипическая) и наследственная (генотипическая).

Модификационная изменчивость — это изменения особи, возникшие под воздействием среды, не приводящие к изменениям в генотипе и не передающиеся по наследству.

Характеристики модификационной изменчивости:

1) ненаследуемость измененного признака;

2) массовость (проявляется у многих особей в популяции);

3) адекватность (всегда соответствует изменениям внешней среды: чем больше воздействие, тем больше ответная реакция);

4) адаптивность (повышает приспособленность организма);

5) диапазон изменения для особей данного вида обусловлен генетически и характеризуется нормой реакции.

Норма реакции — это генетически обусловленный предел развития признака.

Норма реакции может быть *широкой* (количественные признаки — вес, рост, интеллект) или *узкой* (качественные признаки — цвет волос, глаз; группа крови).

Примеры модификационной изменчивости:

изменение пигментации кожи после загара;

повышение уровня гемоглобина в крови в два раза при длительном нахождении в горах на высоте 4000 м.

Модификационная изменчивость многих признаков у разных организмов подчиняется общим закономерностям. Данный вид изменчивости изучается в больших группах организмов. Степень проявления признака различна у членов этой группы. Большинство имеет среднее значение (рост, вес и т. д.). Минимальное и максимальное проявления признака наблюдаются только у отдельных особей.

Значение закономерностей модификационной изменчивости позволяет предсказывать степень выраженности признака в зависимости от условий среды и имеет большое значение в селекции (соле-, засухо-, морозоустойчивость).

Наследственная изменчивость подразделяется на *комбинативную* и *мутационную*.

Причинами комбинативной изменчивости являются: кроссинговер; независимое расхождение хромосом в мейозе; независимое сочетание гамет при оплодотворении.

Примером комбинативной изменчивости является третий закон Менделя (дети одних родителей отличаются друг от друга и от родителей).

Мутационная изменчивость возникает в результате различных изменений наследственного материала. *Мутационная теория* была сформулирована в 1901 г. голландским ботаником Гуго де Фризом.

Мутации — это резкие скачкообразные изменения генотипа. Мутации изменяют наследственный материал и могут приводить к различным проявлениям на уровне фенотипа.

Свойства мутаций:

- возникают внезапно;
- не направлены — может мутировать любая часть генотипа;
- большинство мутаций — рецессивные, редко — доминантные;
- для организма большинство мутаций вредные, редко — нейтральные или полезные;
- мутации наследуются;
- вызывают стойкие изменения наследственного материала;
- вызывают качественные изменения признака, не образующие непрерывного ряда вокруг средней величины;
- могут возникать в генотипе повторно.

Мутации могут возникать под действием внешних и внутренних факторов.

Мутагены — это факторы внешней среды, вызывающие мутации.

Мутагены подразделяются в зависимости от природы воздействия на: химические (азотистая кислота, иприт, нитрозометилмочевина и др.), физические (радиация, высокая температура), биологические (аденовирусы, ретровирусы).

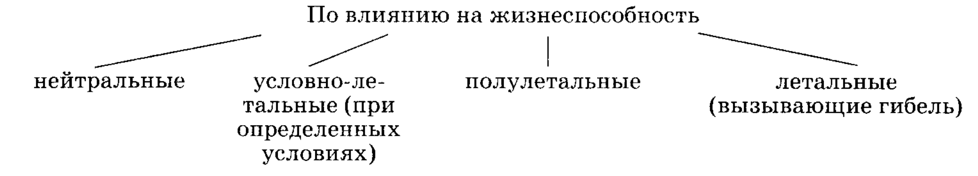
Современное определение *мутаций*: это изменения генетической информации данного организма, которые при репликации закрепляются и передаются по наследству.

Классификация мутаций

По индуцируемости

спонтанные (в природе; частота $10^{-5}-10^{-6}$ на один ген в поколении)

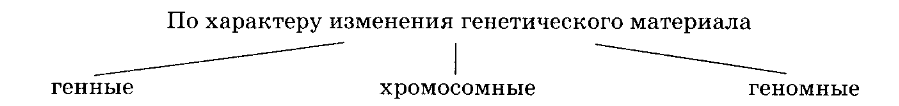
индуцированные (действие мутагеном; чаще в 10—100 раз и более)



По месту возникновения в организме

генеративные (в половых клетках)

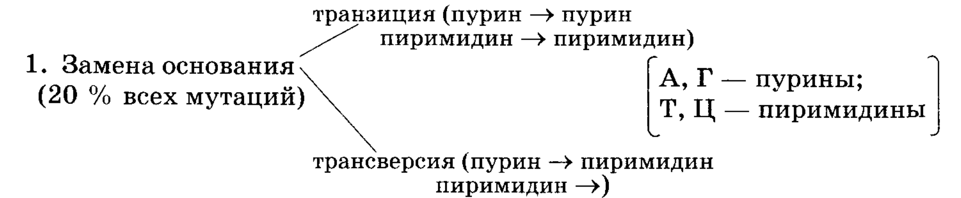
соматические (в клетках тела особи)



Генные мутации, или *точечные* (точковые) представляют собой изменения в отдельных генах.

Типы генных мутаций

Без сдвига рамки считывания (количество нуклеотидов не меняется):



2. Инверсия — изменение порядка нуклеотидов.

Со сдвигом рамки считывания (количество нуклеотидов в гене меняется): делеция — выпадение; дупликация — удвоение; инсерция — вставка.

Примеры:

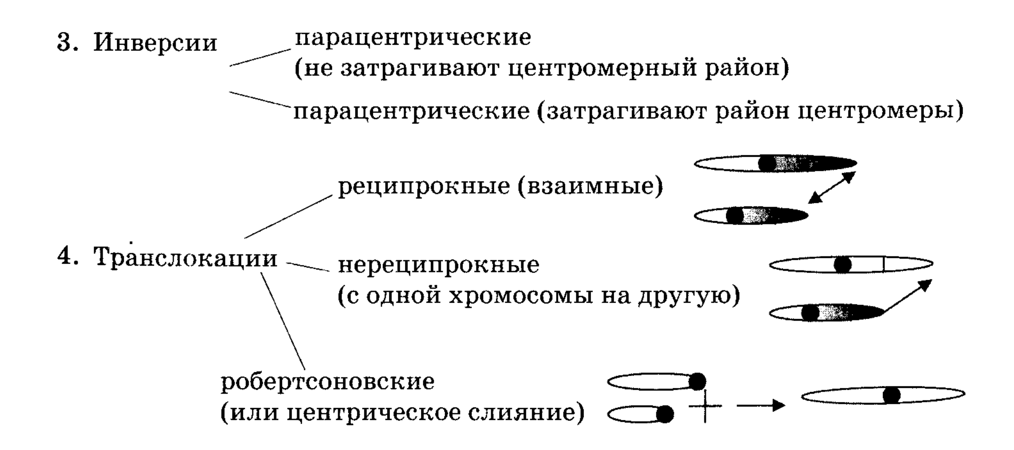
1. Замена по типу трансверсии
   Серповидноклеточная анемия

   6-я аминокислота
   HbA — глутаминовая кислота — ЦТТ
   HbS — валин — ЦАТ
   } β-цепь ДНК

2. Замены любого типа могут приводить к появлению стоп-кодонов. В результате трансляция белка обрывается. Образуется измененный (укороченный) полипептид. β-талассемия — HbA имеет нормальную α-субъединицу, но укороченную β-субъединицу.

Хромосомные мутации — это изменения структуры хромосом.

1. Делеции — выпадает часть хромосомы.
   Пример. Синдром «кошачьего крика» — делеция короткого плеча пятой хромосомы.
2. Дупликации — удвоение участка хромосомы.
   Пример. Дупликация гена Bar в генотипе мухи дрозофилы приводит к уменьшению числа фасеток глаз.



Пример. Предполагается, что вторая хромосома у человека — это результат объединения, центрического слияния 12-й и 13-й у предка.

5. Транспозиции — перемещения мобильных генетических элементов.
   Пример. Транспозоны бактерии, As и Ds элементы у кукурузы, МДГ (мобильные диспергированные гены) дрозофилы.

Геномные мутации — это изменение числа хромосом (в гаплоидном наборе — геноме).

Геном — половинный набор ДНК и половинный набор генетического материала.

1. Эуплоидия — увеличение наборов хромосом, кратное n.

Пример. 3n — триплоиды; 4n — тетраплоиды и др. } встречаются у растений

2. Анэуплоидия — не кратное n увеличение или уменьшение числа хромосом.

–2n + 1 — трисомия.

Пример. Трисомия по 21-й хромосоме — синдром Дауна (47; + 21-я).

ХХУ — трисомия у мужчин по Х-хромосоме — синдром Клайнфельтера.

–2n — 1 — моносомия.

Пример. Синдром Шерешевского–Тернера: 45, Х0. Женщина с половыми хромосомами Х0.

Причина анэуплоидии — нерасхождение половых хромосом во время мейоза.

1. Нерасхождение половых хромосом во время мейоза у матери:

P:	♀ 46, ХХ	×	46, ХУ ♂	
G:	24, (ХХ)	24, (0)	23, (Х)	23, (У)
F:	47, ХХХ	47, ХХУ	45, Х0	23, У0
	Трисомия по Х-хромосоме	Синдром Клайнфельтера	Синдром Шерешевского–Тернера	Гибель зиготы

2. Нерасхождение половых хромосом во время мейоза у отца:

P:	♀ 46, ХХ	×	46, ХУ ♂
G:	23, (Х)	24, (ХУ)	22, (0)
F:	47, ХХУ	45, Х0	
	Синдром Клайнфельтера	Синдром Шерешевского–Тернера	

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова

Генетически близкие виды и роды характеризуются «сходными рядами наследственной изменчивости». Зная изменчивость одного вида, можно предсказать появление параллельных форм у другого рода или вида.

Н. И. Вавилов проследил изменчивость множества признаков у злаков: ржи, пшеницы, овса, ячменя, кукурузы.

Закон Н. И. Вавилова имеет большое значение для селекции. Он позволяет заранее предвидеть, какие признаки изменятся у того или иного вида в результате воздействия на него мутагенных факторов.

В настоящее время закон гомологических рядов подтвержден не только на злаках, но также на примере грибов, микроорганизмов, животных. Причины сходства мутаций заключаются в сходстве кариотипов у близких видов и в сходстве расположения аллельных генов в хромосомах.

Репарация молекулы ДНК

В клетке существует система защиты наследственного материала ДНК от возникновения мутаций и повреждений — система репарации.

Репарация — это восстановление поврежденной структуры ДНК (сложный ферментативный процесс).

Выделяют несколько разновидностей репарации:

I. Фоторепарация.

II. Темновая репарация, или эксцизионная (вырезающая) репарация, включающая: дорепликативную репарацию; пострепликативную репарацию; репликативную репарацию.

III. SOS-репарация.

I. Фоторепарация (рис. 50).

Под действием *ультрафиолетовых лучей света* в цепи ДНК между двумя основаниями Т-Т образуются химические связи (возникает Т-Т димер), нарушающий считывание информации и репликацию ДНК. Под действием *видимого света* активируется фермент (фотолиаза), который расщепляет эти дополнительные связи. Этот процесс называется *фоторепарация*.

II. Темновая, или эксцизионная (вырезающая), репарация.

Эта репарация характеризуется основными процессами:

фермент (эндонуклеаза) «узнает» поврежденный участок нити ДНК;

фермент (экзонуклеаза) «вырезает» поврежденный участок;

фермент (ДНК-полимераза) синтезирует ДНК по принципу комплементарности;

фермент (лигаза) «сшивает» концы вновь синтезированного участка с основной нитью ДНК.

По времени осуществления темновая репарация может происходить до или после репликации ДНК и во время репликации.

1. *Дорепликативная репарация* — это восстановление поврежденной нити ДНК до ее удвоения в G_1 периоде клеточного цикла.
2. *Пострепликативная репарация* — восстановление ДНК после репликации в G_2 периоде.



Рис. 50. Фоторепарация. Тиминовые димеры расщепляются, и восстанавливаются водородные связи А—Т

Происходит «узнавание» нарушения, «вырезание» дефекта в ДНК и сшивание концов ДНК. Иногда без достраивания недостающего участка структура гена может изменяться.

3. *Репликативная репарация* — восстановление ДНК в ходе репликации.

Происходит удаление измененных нуклеотидов в ходе роста цепи, но в некоторых случаях репликация может идти по измененной матрице. Структура гена может меняться.

Существуют мутации (у человека — генные болезни), вызывающие нарушение главных ферментов репарации. Восстановление ДНК в таких случаях становится невозможным.

Примеры

1. Пигментная ксеродерма. При пигментной ксеродерме в клетках отсутствует фермент (дезоксипиримидинфотолиаза), необходимый для репарации ДНК, поврежденной ультрафиолетовыми лучами. Под действием солнечного света появляются расширение капилляров, ороговение эпидермиса, поражение глаз, развитие раковых опухолей кожи, которые приводят к преждевременной смерти.

2. Противоположным примером чрезвычайно высокой способности клеток к репарации является организм *Micrococcus radiodurans*. Эти бактерии могут выживать в условиях ультрафиолетовой радиации, в 1000 раз превышающей смертельную дозу для других микроорганизмов.

III. SOS-репарация — это быстрая репарация при значительном повреждении структуры ДНК. Для нее характерно неточное соблюдение комплементарности.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ЖИВОТНЫХ, РАСТЕНИЙ, МИКРООРГАНИЗМОВ. БИОТЕХНОЛОГИЯ

Селекция — наука о создании новых и улучшении существующих пород животных, сортов растений, штаммов микроорганизмов.

Теоретической основой селекции является генетика.

Задачи селекции — создание новых и улучшение существующих пород, сортов, штаммов различных организмов.

Для решения задач селекции любых организмов необходимо:

- знание закономерностей наследования признаков;
- изучение наследственной изменчивости;
- изучение влияния среды на развитие признаков (модификационная изменчивость);
- изучение сортового, видового, родового разнообразия культур;
- разработка стратегий и методов искусственного отбора.

Породы, сорта, штаммы — это искусственно созданные человеком популяции организмов. Для них характерен набор интересующих человека признаков, закрепленных наследственно.

Селекция растений

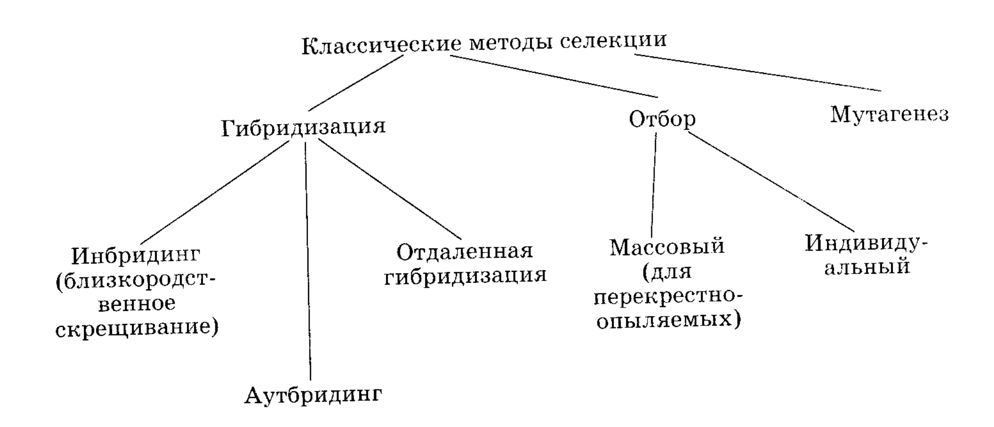
Для решения задач селекции растений очень важно сортовое и видовое разнообразие.

Н. И. Вавиловым была собрана коллекция сортов культурных растений и их диких предков со всего земного шара; были открыты семь центров древнего земледелия, или центров многообразия и происхождения культурных растений (именно в этих центрах необходимо искать генотипы для селекции нужных признаков).

Центры происхождения культурных растений

Центры происхождения	Местоположение	Культурные растения
1. Южно-Азиатский тропический	Тропическая Индия, Индокитай, о-ва Юго-Восточной Азии	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, баклажаны и др. (около 33 % культурных растений)
2. Восточно-Азиатский	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры – слива, вишня и др. (20 % культурных растений)
3. Юго-Западно-Азиатский	Малая Азия, Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лен, конопля, репа, чеснок, виноград и др. (4 % культурных растений)
4. Средиземноморский	Страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свекла, маслины, клевер (11 % культурных растений)
5. Эфиопский	Абиссинское нагорье Африки	Твердая пшеница, ячмень, бананы, кофейное дерево, сорго
6. Центрально-американский	Южная Мексика	Кукуруза, какао, тыква, табак, хлопчатник
7. Андийский	Западное побережье Южной Америки	Картофель, ананас, хинное дерево

К настоящему времени выделяют 12 первичных центров происхождения культурных растений.



Гибридизация

Инбридинг (близкородственное скрещивание) используют для получения таких линий, которые при последующем скрещивании дают эффект гетерозиса.

Гетерозис («гибридная сила») — явление, при котором гибриды по ряду признаков и свойств превосходят родительские формы. Начиная со второго поколения гетерозис затухает.

Аутбридинг — скрещивание неродственных форм одного вида (нет общих предков в пределах четырех — шести поколений).

Отдаленная гибридизация — скрещивание особей (растений), относящихся к разным видам.

Отдаленные гибриды обычно стерильны, так как у них нарушается мейоз (два гаплоидных набора хромосом разных видов не могут конъюгировать), и гаметы не образуются.

В 1924 г. Г. Д. Карпеченко создал капустно-редечный гибрид, появилась первая методика преодоления бесплодия у отдаленных гибридов.

Ученый скрестил редьку ($2n = 18$; гаметы — $n = 9$) и капусту ($2n = 18$; гаметы — $n = 9$). Но в процессе мейоза хромосомы не конъюгировали $\Rightarrow$ гибриды стерильны.

Затем с помощью колхицина (блокирует образование микротрубочек веретена деления) удвоил хромосомный набор гибрида ($4n = 36$), при этом удвоились как «редечные» ($9 + 9$), так и «капустные» ($9 + 9$) хромосомы. Конъюгация возможна $\Rightarrow$ гаметы образуются, и $\Rightarrow$ плодовитость восстановлена.

Селекция животных

В селекции животных используются те же основные методы — гибридизация и отбор.

Особенности селекции животных: в основном половое размножение; немногочисленное потомство; редкая смена поколений.

Современные (дополнительные) методы селекции: искусственное осеменение, гормональная суперовуляция и трансплантация эмбрионов, отдаленная гибридизация.

Достижения селекции:

гибрид йоркширской белой свиньи (♂) и беспородной украинской свиньи (♀) — белая степная свинья;

гибрид кобылицы с ослом — мул: вынослив, долго живет, но бесплоден.

Иногда гаметогенез протекает нормально и получаются плодовитые гибриды.

Пример. Архаромериносы (архар и меринос), бестер (белуга со стерлядью), хонорик (хорек и норка).

Селекция микроорганизмов (в основном бактерий и грибов)

Основными методами селекции микроорганизмов являются экспериментальный мутагенез и отбор высокопродуктивных штаммов.

Особенности селекции микроорганизмов:

геном бактерий гаплоидный (одна кольцевая молекула ДНК), поэтому любые мутации проявляются уже в первом поколении;

очень высокая интенсивность размножения облегчает поиск мутантов.

Пример. В результате искусственного мутагенеза и отбора был получен штамм гриба пеницилла по антибиотику пенициллину. Продуктивность была увеличена в 1000 раз.

Биотехнология. Генная инженерия

Биотехнология — использование живых организмов и их биологических процессов в производстве необходимых человеку веществ и продуктов.

Объекты биотехнологии — бактерии, грибы, клетки растительных и животных тканей. Их выращивают на питательных средах в специальных условиях в биореакторах.

Основные методы биотехнологии:

клеточная инженерия (соматическая гибридизация — слияние соматических клеток, селекция клеток);

хромосомная инженерия;

генная инженерия.

Генная инженерия — совокупность методик, позволяющих выделить нужный ген из генома одного организма и ввести его в геном другого организма.

Трансгенные организмы — животные и растения со «встроенным» геном.

Трансформированные организмы — бактерии и грибы с введенным чужеродным геном.

Пример. Кишечная палочка *E. coli*, живущая в кишечнике человека, после трансформации генами инсулина или гормона роста приобрела способность синтезировать гормоны инсулин или соматотропин. Используется как продуцент гормонов.

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ

Некоторая часть наследственного материала клетки находится в цитоплазме. Это: кольцевая ДНК митохондрий; кольцевая ДНК пластид; внеядерные генетические элементы (плазмиды).

Наследование цитоплазматических генов не подчиняется менделевским закономерностям. Наследование цитоплазматических генов происходит по материнской линии, они передаются от матери ко всем ее потомкам. При оплодотворении генетический состав цитоплазмы в зиготе определяется цитоплазмой яйцеклетки, цитоплазма сперматозоида в определении генетического состава практически не участвует.

Пример. Наследование пестролистности у многих растений связано с мутациями в ДНК хлоропластов и нарушением синтеза хлорофилла.

У человека митохондриальный геном представлен кольцевой ДНК, состоящей из 16 569 нуклеотидов. Частота мутаций в митохондриальной ДНК в десять раз выше, чем в ядерной. Мутации в митохондриальной ДНК являются причиной более 100 болезней. Диабет, эпилепсия, отсроченная кардиомиопатия, болезнь Паркинсона передаются от матери ко всем ее детям.

Сравнивая митохондриальную ДНК предков и потомков, можно доказать родство как между отдельными особями, так и между популяциями. Таким образом по ископаемым останкам была идентифицирована семья русского царя Николая II.

ЭВОЛЮЦИЯ

Возникновение жизни на Земле. Развитие органического мира

Все гипотезы о возникновении жизни на Земле можно разделить на три группы:

1. Теория биогенеза — живое происходит только от живого.
2. Теория абиогенеза — живое появляется от неживого.
3. Теория панспермии — жизнь на Землю занесена из космоса.

В настоящее время наиболее признанной является гипотеза, высказанная российским биохимиком А. И. Опариным в 1924–1928 гг. и английским биологом Дж. Холдейном. Суть гипотезы в том, что появлению жизни на Земле обязательно предшествовало абиогенное образование органических соединений из неорганических. Источником энергии для этого служило ультрафиолетовое излучение Солнца. Аминокислоты, сахара и другие соединения накапливались до тех пор, пока не приобрели консистенцию «первичного бульона». Именно в нем возникла жизнь. Эта гипотеза явилась основанием для создания теории биопоэза.

Теория биопоэза сформулирована в 1947 г. английским ученым Дж. Берналом. Он выделил три стадии биопоэза:

1. Абиогенное возникновение биологических мономеров.
2. Образование биологических полимеров.
3. Формирование мембранных структур и первичных организмов (пробионтов).

Первые два этапа относят к периоду химической эволюции. С третьего этапа начинается биологическая эволюция.

1. *Абиогенное возникновение биологических мономеров.*

По данным космологии, 4500 млн лет назад атмосфера Земли состояла из газов: оксидов углерода (CO, CO_2), паров воды, метана (CH_4), аммиака (NH_3) и др. Свободный кислород (O_2) отсутствовал. Под действием коротковолнового ультрафиолетового излучения и грозовых разрядов могли происходить химические реакции, приводящие к образованию аминокислот, сахаров и других биологических мономеров.

В 1953 г. американские исследователи Миллер и Юри сконструировали специальный аппарат, провели эксперимент и доказали эту возможность.

2. *Образование и эволюция биополимеров.*

Дальнейшая химическая эволюция происходила при редком сочетании благоприятных условий синтеза биополимеров.

Американский ученый С. Фокс в 1957 г. опытным путем доказал возможность образования пептидных связей в растворе аминокислот. Экспериментально было показано, что в водном растворе аланина в присутствии особого вида глинозема и АТФ образуются цепочки полиаланина.

Особое значение для биополимеров имеет образование РНК и ДНК — молекул, способных к самовоспроизводству. Американский биохимик Т. Чек в 1982 г. открыл рибозимы — молекулы РНК, обладающие каталитической активностью. Он описал явление самосплайсинга — процесса удаления интронов из молекулы РНК без участия белков-ферментов. В то же время молекула ДНК оказалась лучше приспособлена для долговременного хранения информации, так как является более устойчивой.

3. *Формирование мембранных структур и эволюция пробионтов.*

Следующим шагом стало объединение полимеров в дискретные группы с образованием частиц более крупного размера — *коацерватных капель* и формирование мембран. В результате объединения коацерватов с нуклеиновыми кислотами образовались способные к самовоспроизведению живые организмы — *протобионты* (или *пробионты*).

Живые организмы — это открытые системы, способные к самовоспроизведению, обменивающиеся со средой веществом и получающие из нее энергию. Первые организмы были, по-видимому, гетеротрофами, получавшими энергию за счет анаэробного окисления органических соединений. Появление аноксигенного фотосинтеза (пурпурные бактерии, зеленые и серные бактерии) привело к возникновению автотрофности. Возникновение оксигенного фотосинтеза привело к формированию современной атмосферы, содержащей кислород (O_2).

С момента возникновения жизни появилась связь между биологическими, геохимическими и геологическими процессами.

Развитие жизни на Земле

В развитии жизни выделяют три этапа:

1. Эволюция прокариот.
2. Эволюция одноклеточных эукариот.
3. Переход к многоклеточности и эволюция многоклеточных организмов.

I. *Эволюция прокариот.*

Возникновение жизни произошло около 4 млрд лет назад, и с этого времени действуют важнейшие факторы эволюции: наследственная изменчивость и естественный отбор. После появления жизни сформировались три подцарства: архебактерии, эубактерии (включая цианобактерии), эукариоты (грибы, растения, простейшие, животные).

Архебактерии — это прокариоты, которые имеют особые свойства:

а) экзон-интронную структуру генов;

б) их клеточные мембраны состоят из изопреноидов (эфиры углеводородов), не встречающихся у других организмов;

в) обитают они в экстремальных условиях — в концентрированных растворах, горячих вулканических источниках, бескислородных слоях.

По-видимому, эта группа наиболее близка к пробионтам.

Эубактерии — это прокариоты, широко представленные в современной биосфере. У них:

а) геномы не имеют экзон-интронной структуры;

б) они чрезвычайно разнообразны по метаболизму.

Важный ароморфоз — возникновение фотосинтеза.

За счет деятельности фотосинтезирующих прокариот, выделяющих кислород, около 2 млрд лет назад сформировалась атмосфера, подобная современной.

Одноклеточные эукариоты — принципиально новый этап в эволюции жизни.

Согласно *теории симбиогенеза*, эукариоты возникли благодаря симбиозу крупной анаэробной клетки (архебактерии с ферментами гликолиза) с аэробными бактериями. Анаэробные бактерии, способные к окислительному формированию, дали начало митохондриям. Симбиоз с цианобактериями привел к появлению хлоропластов. Симбиоз с бактериями типа спирохет — к образованию жгутиков. В пользу гипотезы симбиогенеза говорит строение органелл (двумембранность), строение их ДНК и белоксинтезирующего аппарата, а также способ размножения и чувствительность к тем же антибиотикам, что и бактерии.

II. *Эволюция эукариот.*

Этот процесс связан с рядом важнейших ароморфозов: появлением митоза, полового процесса, возникновением многоклеточности (рис. 51).

В основе представлений о формировании многоклеточности лежит гипотеза русского ученого И. И. Мечникова о промежуточном предке фагоцителле — шарообразной колонии жгутиковых, способных к фагоцитозу. В колонии клеток возникало разделение функций (пищеварение и передвижение) (рис. 52).

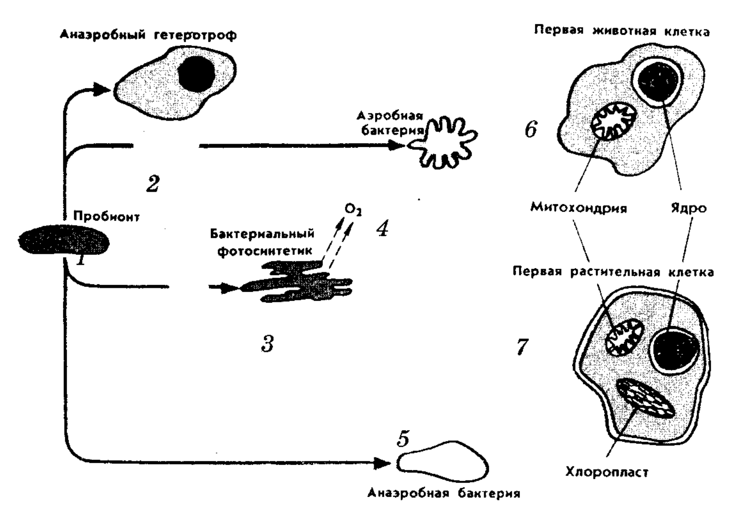


Рис. 51. Гипотетическая схема симбиотического образования эукариотической клетки (цифрами указан ход эволюции)

В 70-х гг. XX в. зоологи обратили внимание на мелкий морской организм — трихоплакс. В 1973 г. русский зоолог А. В. Иванов установил, что трихоплакс по своему строению соответствует гипотетической фагоцителле и является промежуточным звеном между многоклеточными и одноклеточными.

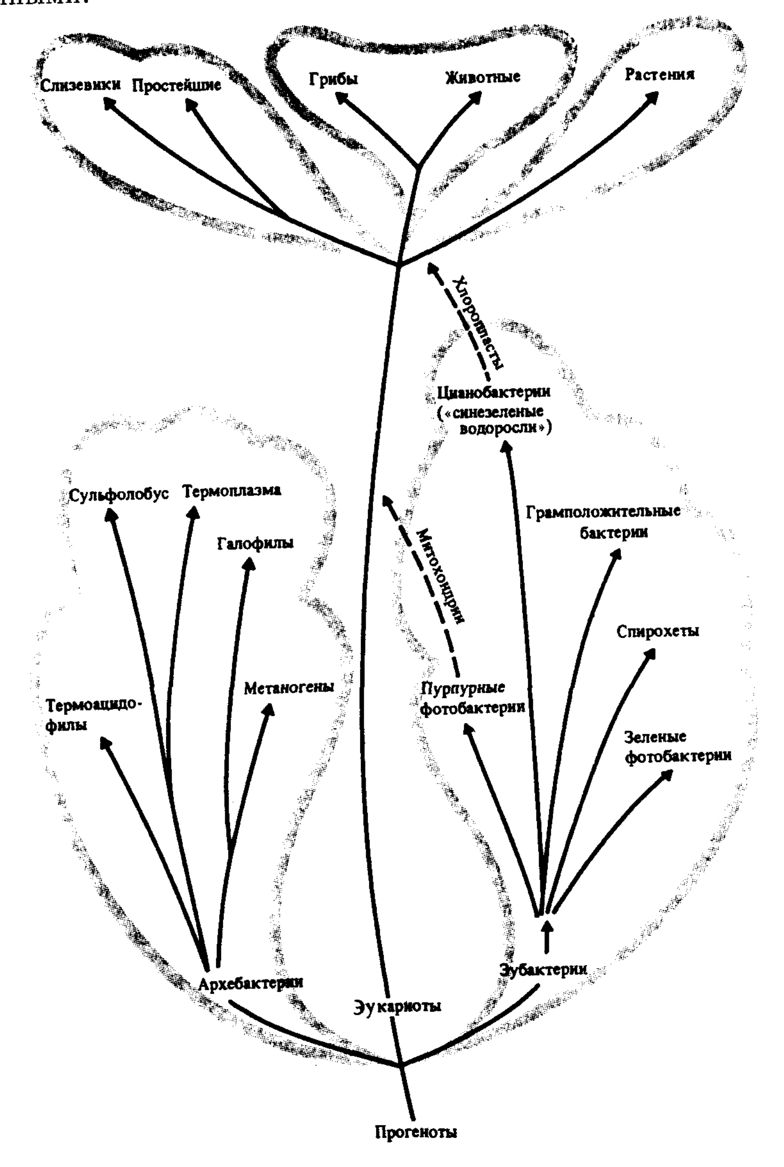


Рис. 52. Схема взаимоотношения основных царств живых организмов (по Б. М. Медникову, 1987)

Основные этапы эволюции органического мира

История Земли подразделяется на крупные промежутки времени — геохронологическую шкалу. Наиболее крупные категории — эоны, их всего два: *криптозой* (от греч. «скрытая жизнь») и *фанерозой* (от греч. «явная жизнь»). Эоны делятся на эры.

Криптозой: архей (древнейшая жизнь); протерозой (ранняя жизнь).

Фанерозой: палеозой (древняя жизнь); мезозой (средняя жизнь); кайнозой (новая жизнь).

Эры делятся на периоды. Названия периодов соответствуют названию мест, где они были описаны (пермский, кембрийский), либо важнейшим проявлениям жизни в этот период (каменноугольный, меловой).

История Земли изучается по остаткам древних организмов в различных геологических слоях. Создается палеонтологическая летопись основных эволюционных событий. Огромный вклад в развитие палеонтологии сделал английский ученый Ч. Лайтель (1797—1875). Он сформулировал *принцип актуализма*, согласно которому на Земле постоянно действуют сходные факторы среды. Основные события палеонтологической летописи представлены в табл. на с. 130.

Крупнейшие ароморфозы в эволюции органического мира

Архейская эра (3500—2500 млн лет назад)

1) Появление жизни. Жизнь представлена прокариотами. Способ питания гетеротрофный, анаэробный. Обмен веществ — гликолиз (наиболее древняя форма).
2) Появление автотрофного способа питания — фотосинтеза и хемосинтеза, фиксации атмосферного азота (около 3 млрд лет назад).
3) Появление оксигенного фотосинтеза и в результате накопление кислорода в атмосфере.
4) Возникновение дыхания — окислительного фосфорилирования.
5) Сформировались два царства бактерий: архебактерии и эубактерии (истинные бактерии).

Протерозойская эра (2500—570 млн лет назад)

1) Появление эукариот в результате сложного симбиоза разных групп прокариот.
2) Появление митоза, мейоза, полового процесса.
3) Возникновение многоклеточности (1,3—1,4 млрд лет назад). Формирование основных царств: протистов, животных, растений (водорослей), грибов.
4) Выход грибов и водорослей на сушу в виде лишайников. Развитие примитивных сообществ на суше (бактерии и цианобактерии).
5) У животных появляется внутренняя полость и скелет (наружный, внутренний, гидростатический).

Основные этапы палеонтологической летописи

Время, млн лет	Эон	Эра	Период	Событие
0	Фанерозой	Кайнозойская	Неоген (четвертичный)	Эволюция человека Формирование современных семейств птиц и млекопитающих
50			Палеоген (третичный)	Дивергенция млекопитающих
100		Мезозойская	Меловой	Последние динозавры Первые приматы Первые цветковые растения
			Юрский	Динозавры Первые птицы
200			Триасовый	Первые млекопитающие Господство рептилий
250		Палеозойская	Пермский	Великое вымирание морских организмов
300			Каменноугольный (карбон)	Первые рептилии Семенные папоротники
350			Девонский	Первые амфибии Увеличение разнообразия рыб
400			Силурийский	Первые наземные сосудистые растения
450			Ордовикский	Взрыв разнообразия в семействах многоклеточных животных
500 550			Кембрийский	Первые рыбы Первые хордовые
600	Криптозой	Докембрийская	Эдикарский	Первые элементы скелета
650				Первые мягкотелые многоклеточные животные
700				Первые следы животных

Палеозойская эра (570–230 млн лет назад).
1) Появление хордовых (кембрий).
2) Выход растений (сосудистых) на сушу (силур).
3) Образование амфибий (стегоцефалов) (девон).
4) Формирование рептилий (карбон) и появление семенных папоротников.

Мезозойская эра (230–67 млн лет назад)
1) Крупный ароморфоз — возникновение теплокровности. Появляются первые млекопитающие и настоящие костистые рыбы.
2) Расцвет голосеменных, появление цветковых растений. Дальнейшее развитие жизненных форм и увеличение темпов эволюции.

Кайнозойская эра (65 млн лет назад — настоящее время)
1) Главный ароморфоз — антропогенез, который привел к появлению современного человека.
2) Происходит формирование пресмыкающихся, головоногих моллюсков и других групп древних животных. Распространяются млекопитающие.
3) Широко расселяются однодольные травянистые растения.
4) Отступление лесов, связанное с похолоданием и сухостью климата, стимулировало эволюцию человекообразных обезьян (гоминид), что привело к появлению австралопитеков и архантропов.

Доказательства эволюции

Эволюционный процесс изучается различными методами. Каждый из методов представляет свои доказательства.

Основные доказательства (методы изучения) эволюции

1. Палеонтологические: ископаемые переходные формы; палеонтологические ряды.
2. Биогеографические: сравнение флор и фаун континентов; реликты.
3. Морфологические: гомология органов; рудименты; атавизмы.
4. Эмбриологические (рис. 53):
   - «закон зародышевого сходства» К. Бэра;
   - принцип рекапитуляции Э. Геккеля — повторение предковых форм в онтогенезе
5. Генетические.
6. Биохимические и молекулярно-биологические.
7. Паразитологический метод.

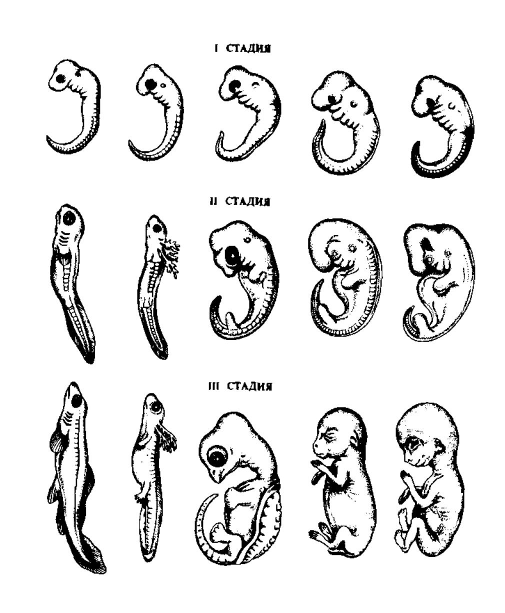


Рис. 53. Явление зародышевого сходства. Эмбрионы всех позвоночных на ранних этапах развития более сходны друг с другом, чем на более поздних (по Э. Геккелю, 1866)

Палеонтологические доказательства

Ископаемые переходные формы — формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп. Находки и описание таких форм позволяют восстанавливать филогенез отдельных групп.

Примеры. 1. Ихтиостега — ископаемая форма, которая позволяет связать рыб с наземными позвоночными. 2. Археоптерикс (первоптица) — переходная форма от рептилий к птицам юрского периода. Признаки рептилий: длинный хвост с несросшимися позвонками, брюшные ребра, развитые зубы.

Признаки птиц: тело покрыто перьями, передние конечности превращены в типичные крылья.

Палеонтологические ряды — это ряды ископаемых форм, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза.

Пример. Эволюционный ряд лошадей начат в исследованиях российского палеонтолога В. О. Ковалевского (1842—1883). Наличие многих последовательно сменяющих друг друга форм позволило построить филогенетический ряд от эогиппуса до современной лошади.

Палеонтологические доказательства могут быть применены к изучению макроэволюции (протекающей в масштабах сотен тысяч лет) и не используются при изучении микроэволюции.

Биогеографические доказательства

Биогеография позволяет анализировать эволюционные явления разных масштабов от микро- до макроэволюции.

Сравнение флоры и фауны. Различия или сходства состава флоры и фауны могут быть связаны со временем геологического разделения материков.

Примеры. 1. Австралия на протяжении более 120 млн лет не соединялась с другими материками. В этот период происходило формирование особой фауны, развивались сумчатые и клоачные млекопитающие. 2. Следы геологического единства Южной Америки, Африки, острова Мадагаскар сохраняются в современной фауне. Например, ящерицы-игуаны Мадагаскара и Южной Америки.

Реликты. Реликтовые формы — это ныне живущие виды с комплексом признаков, характерных для давно вымерших групп прошлых эпох. Реликтовые формы свидетельствуют о флоре и фауне далекого прошлого Земли.

Примеры. 1. Гаттерия — рептилия, обитающая в Новой Зеландии. Этот вид является единственным ныне живущим представителем подкласса Первоящеров в классе Рептилий. 2. Латимерия (целокант) — кистеперая рыба, обитающая в глубоководных участках у берегов Восточной Африки. Единственный представитель отряда Кистеперых рыб, наиболее близкий к наземным позвоночным. 3. Гинкго двулопастный — реликтовое растение. В настоящее время распространено в Китае и Японии только как декоративное растение. Облик гинкго позволяет представить древесные формы, вымершие в юрском периоде.

Биогеографические методы позволяют изучать процессы как макроэволюции, так и микроэволюции.

Морфологические доказательства

Базируются на основном принципе: глубокое внутреннее сходство организмов показывает родство сравниваемых форм.

Гомология органов. Гомологичные органы — это органы, имеющие сходный план строения, выполняющие как сходные, так и различные функции и развивающиеся из сходных зачатков.

Примеры. 1. Различные по внешнему виду и функциям конечности млекопитающих имеют сходный план строения и формирования: кости плеча, предплечья, запястья, пясти, фаланг пальцев. 2. Изучение анатомии черепа в ряду низших и высших позвоночных позволило установить гомологию костей черепа у рыб и слуховых косточек у млекопитающих (рис. 54).

Гомологичные органы следует отличать от аналогичных.

Аналогичные органы — это органы с внешним сходством, выполняющие сходные функции, но имеющие разное происхождение. Для установления родства и путей эволюции они не имеют значения.

Примеры. 1. Колючки акации, барбариса, боярышника и ежевики — это аналогичные органы, происходят из различных зачатков и тканей, но выполняют сходные функции защиты растений от поедания животными. 2. Глаза человека и кальмара являются аналогичными органами, несмотря на поразительное сходство в строении, что было показано специальными сравнительно-анатомическими исследованиями.

Рудименты. Рудиментарные органы — это органы, утратившие

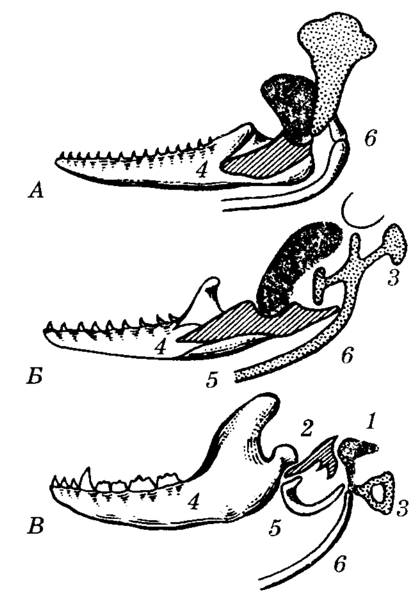


Рис. 54. Гомология органов. Гомология слуховых косточек среднего уха. Сравнительно-анатомический ряд позволяет восстановить эволюционный путь становления слуховых косточек млекопитающих: *А* — костной рыбы; *Б* — пресмыкающегося; *В* — млекопитающего (из Н. Н. Иорданского, 1979). *1* — квадратная кость — наковальня млекопитающих; *2* — сочленовная кость — молоточек; *3* — гиомандибуляре — стремечко; *4* — зубная кость; *5* — угловая кость — барабанная кость млекопитающих; *6* — гиоид

в филогенезе свое значение и функцию и остающиеся у организмов в виде недоразвитых образований.

Примеры. 1. Рудиментарные косточки у китообразных на месте тазового пояса указывают на происхождение китов и дельфинов от типичных четвероногих. 2. Рудиментарные задние конечности питона свидетельствуют о его происхождении от организмов с развитыми конечностями. 3. Рудиментарные органы у человека: ушные мышцы, мышцы «волосяного покрова».

Рудиментарные органы могут достигать у отдельных особей вида таких размеров, что напоминают о предковых формах, — тогда говорят об атавизмах.

Атавизмы. Атавистический орган — это орган (или структура), показывающий «возврат к предкам», в норме не встречающийся у современных форм.

Пример. У человека атавизмы — это хвостовой придаток, шейная фистула (незаросшая вторая жаберная щель).

Отличия рудиментов от атавизмов:

рудименты встречаются у всех особей популяции, атавизмы — у отдельных индивидов;

рудимент всегда имеет определенную функцию (аппендикс у человека — орган лимфотворения), атавизм не имеет специальных функций важных для вида.

Рудименты и атавизмы — важные доказательства эволюции.

Эмбриологические доказательства

«Закон зародышевого сходства». В XIX в. выдающийся натуралист К. Бэр сформулировал этот закон: чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами.

Пример. На ранних стадиях развития эмбрионы позвоночных не отличаются друг от друга, особенности птиц, рептилий и млекопитающих проявляются на средних стадиях.

Принцип рекапитуляции. В процессе онтогенеза повторяются (рекапитулируют) многие черты строения предковых форм: на ранних стадиях — более отдаленных предков, на поздних стадиях — близких предков.

Обобщенные данные позволили немецким ученым Ф. Мюллеру и Э. Геккелю сформулировать *биогенетический закон*: онтогенез (индивидуальное развитие) есть краткое и сжатое повторение филогенеза (исторического развития вида). Закон был развит и уточнен российским ученым А. Н. Северцовым, показавшим, что в онтогенезе повторяются стадии не взрослых предков, а их эмбриональных стадий; филогенез — это исторический ряд выбранных в ходе естественного отбора онтогенезов.

Примеры. 1. Все многоклеточные организмы проходят стадию однослойного зародыша типа водоросли вольвокс. 2. У всех позвоночных на определенной стадии развития существует хорда. 3. У многих насекомых личиночная стадия (гусеница — личинка) напоминает червей.

Генетические доказательства

Эти доказательства позволяют уточнить филогенетическую близость разных групп животных и растений. Используются цитогенетические методы, методы ДНК, гибридизации.

Пример. Изучение повторных инверсий в хромосомах разных популяций у одного или близких видов позволяет установить возникновение этих инверсий и восстановить филогенез таких групп.

Биохимические и молекулярно-биологические доказательства

Изучение строения нуклеиновых кислот и белков. Процесс эволюции на молекулярном уровне связан с изменением состава нуклеотидов в ДНК и РНК, а также аминокислот в белках. *«Молекулярные часы эволюции»* — понятие, введенное американскими исследователями Э. Цукер-Кандлем и Л. Поллингом. Изучая закономерности эволюции белков, исследователи пришли к выводу, что для каждого конкретного типа белков скорость эволюции своя, и она постоянна. (Говоря об эволюции белка, мы подразумеваем соответствующий ген.

Примеры. 1. Медленно изменяются, то есть являются консервативными уникальные гены, кодирующие жизненно важные белки (глобин, цитохром — дыхательный фермент и др.). 2. Некоторые белки вируса гриппа эволюционируют в сотни раз быстрее, чем гемоглобин или цитохром. Благодаря этому к вирусу гриппа не формируется прочный иммунитет. 3. Сравнение аминокислотной последовательности в белках рибосом, последовательности нуклеотидов рибосомных РНК у разных организмов подтверждает классификацию основных групп организмов.

Используя факт постоянства скорости замены в определенном белке, можно вычислить время существования того или иного вида, установить момент дивергенции видов, родов и других таксонов; возможно построить эволюционное древо на основе сходства структур белков и нуклеиновых кислот.

Паразитологический метод

В некоторых случаях эффективным оказывается использование паразитологического метода изучения эволюции. Многочисленными исследованиями доказано, что эволюция паразитов и хозяев происходит сопряженно. В некоторых группах паразиты оказываются специфическими для видов, родов или семейств. Поэтому по присутствию определенных паразитов можно с большой точностью судить о филогенетических связях видов-хозяев.

Происхождение человека

Своим происхождением человек интересовался еще на самых ранних стадиях культурного развития. Как известно из легенд, дошедших до наших дней, некоторые народы считали, что человек образовался из природных веществ — воды, земли, глины или камня. Соласно религиозным воззрениям, человек возник благодаря творческому акту, создан «высшей силой».

В XVIII в. К. Линней поместил человека в отряд приматов вместе с лемуром и обезьяной. Ж.Б. Ламарк считал, что человек произошел от обезьяноподобных предков, перешедших от лазанья по деревьям к хождению по земле. Значительный вклад в понимание истории человека как вида сделал Ч. Дарвин. В работе «Происхождение человека и половой отбор» (1871 г.) он впервые поставил на научную основу вопрос об общем предке человека и человекообразных обезьян, рассмотрел биологические факторы антропогенеза.

В настоящее время изучением происхождения и эволюции человека занимается *антропология* (от греч. *anthropos* — человек, *logos* — учение). Это наука о человеке, разделом которой является антропогенез — процесс происхождения человека.

Исследование антропогенеза включает в себя изучение прямых и косвенных доказательств родственных связей человека и животных, родства человека и высших (человекообразных) обезьян. *Прямые доказательства* — костные останки ископаемого человека и его предшественников. *Косвенные доказательства* — сравнительно-анатомические, физиологические, биохимические, генетические данные, а также исследование рудиментарных органов и атавизмов. На основании этих данных *вид Человек разумный (Homo sapiens)* занимает определенное место в системе животного мира:

Тип Хордовые
Подтип Позвоночные
Класс Млекопитающие
Подкласс Плацентарные
Отряд Приматы
Семейство Люди
Род Человек
Вид Человек разумный (Homo sapiens)

Человеку присущи все черты строения и физиологии, характерные для данных таксономических групп.

Тип Хордовые: появление в эмбриональном развитии хорды, нервной трубки, жаберных щелей в полости глотки, двусторонней симметрии в строении тела.

Подтип Позвоночные: позвоночный столб, пять отделов головного мозга, сердце на брюшной стороне тела, две пары конечностей, замкнутая кровеносная система, кожа многослойная и др.

Класс Млекопитающие: теплокровность, развитие млечных желез, наличие волосяного покрова, четырехкамерное сердце, левая дуга аорты, диафрагма, железы в коже, внутриутробное развитие зародыша, развитая кора больших полушарий головного мозга, три слуховые косточки среднего уха, семь шейных позвонков, наличие наружного уха, живорождение и др.

Подкласс Плацентарные: развитие детеныша внутри тела матери и питание плода через плаценту.

Отряд Приматы: прогрессивное развитие зрительного и осязательного анализаторов при ослабленном обонянии; бинокулярное зрение. Сложные формы поведения, забота о потомстве; редукция хвостового отдела позвоночника; развитые ключицы; конечность хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным). Широкая и плоская грудная клетка, ногти на пальцах; замена молочных зубов на постоянные. Рождение одного детеныша; четыре группы крови; сходство кариотипов (у человека 2 n = 46, у человекообразных обезьян 2 n = 48, то есть различие обусловлено единственной транслокацией). Близкая дифференциальная окраска хромосом, 90 % генов являются общими с шимпанзе, многие белки взаимозаменимы (гормон роста). Общие болезни и паразиты, которые не встречаются у других животных (сифилис, брюшной тиф, холера, туберкулез и др.). Сроки беременности, половое созревание, продолжительность жизни в целом совпадают с аналогичными показателями у человека.

Анатомическими доказательствами родства человека и животных могут служить рудименты и атавизмы. У человека известно около 90 рудиментов (волоски на коже, копчиковая кость, зубы мудрости, аппендикс, рудиментарное третье веко, плавательные перепонки между пальцами, дарвинов бугорок на ушной раковине — «остроконечное ухо» и др.). К атавизмам относятся хвост, густой волосяной покров (львиный мальчик), многососковость и др.

Однако человек имеет свои специфические черты, связанные с прямохождением и трудовой деятельностью. Это:

адаптация к двуногому передвижению: вертикальность туловища и шеи при полной разогнутости нижних конечностей в коленном суставе; расширенная форма таза, изогнутый позвоночник S-образной формы; череп хорошо уравновешен на позвоночнике; уплощенность грудной клетки; сводчатость стопы, резкое изменение пропорций тела;

комплекс «трудовой руки»: увеличение подвижности и прочности кисти; сильное развитие отделов мозга, обеспечивающих тонкие движения кисти;

прогресс в строении головного мозга: увеличение размеров головного мозга (около 1250 $см^2$); развитие новой коры; значительное развитие «интеллектуальных» зон — теменной и лобной долей; развитие речевых центров;

речевая функция: развитие хрящей и связок гортани;

строение черепа и зубов: уменьшение лицевого отдела черепа и размеров нижней челюсти; выпрямление профиля лица; уменьшение размеров клыков; развитие подбородочного выступа;

редукция волосяного покрова тела: функция волосяного покрова как средства терморегуляции утрачивается.

Палеонтологические доказательства происхождения человека. Эволюция приматов

Исходной группой в развитии отрядов млекопитающих были древние примитивные насекомоядные (конец мезозойской эры). Наиболее характерным экологическим признаком приматов явилась древесность. Некоторые специалисты утверждают, что появление человеческих существ на нашей планете обязано наличию лесов. Именно на деревьях первые приматы нашли убежище от врагов, и в условиях древесности сформировались в эволюции характерные для приматов особенности. Первые полуобезьяны (лемуры и долгопяты), которые были преимущественно наземными, появились около 60 млн лет назад.

Развитие высших приматов

Около 40 млн лет назад от группы полуобезьян отделились древнейшие представители подотряда Человекоподобных, объединяющих человекообразных обезьян и людей. Примерно в это же время в Старом Свете жили примитивные узконосые обезьяны (парапитеки и проплиопитеки), являющиеся предками современных форм. В это время наметилась дивергенция предков современных низших узконосых обезьян (парапитеки) и человекообразных (египтопитеки).

Египтопитек — предок человекообразных обезьян и людей (30 млн лет назад) отличался малой или средней величиной тела, бегал на четвереньках и лазал, хватаясь за деревья конечностями. В черепе лицевой отдел был длинный и низкий. Глазницы ориентированы вперед. Надбровные дуги развиты слабо. Мозг относительно большой, но имел примитивное строение, особенно его лобный отдел.

Эволюционную эстафету египтопитеки передали *дриопитекам* (22—27 млн лет назад). Появившись в Африке, они позднее мигрировали в Европу и Азию. Дриопитекам был присущ полуназемный-полудревесный образ жизни, передвижение на четырех конечностях и питание растительной пищей.

Предшественник людей — *рамапитек*. Он отличался укороченной передней частью черепа, имевшего, как предполагается, признаки сходства с человеческим, возможно, передвигался на двух нижних конечностях, использовал орудия труда.

О времени разделения эволюционных потоков современных антропоидов и гоминид сейчас принято судить по данным анализа митохондриальной ДНК. Современные палеонтологи относят приматов к кругу предков австралопитеков (самых ранних гоминид).

Основные стадии эволюции человека

Выделяют четыре стадии антропогенеза, характеризующиеся определенным типом ископаемого человека, уровнем развития материальной культуры:

Австралопитеки (предшественники человека);
Питекантропы (древнейшие люди, архантропы);
Неандертальцы (древние люди, палеоантропы);
Человек современного типа, ископаемый и современный (неоантропы).

Австралопитеки («южная обезьяна») представляют собой одну из первых стадий эволюции человека. Предшественники всех ископаемых и современных людей. Ввел термин английский анатом Р. Дарт, нашедший в 1924 г. на юге Африканского материка остатки детского черепа. В настоящее время известно несколько сотен африканских австралопитеков. Это промежуточный тип между человекообразными обезьянами и человеком. Особенности австралопитеков: обитали на открытых территориях, хорошо бегали, высвободив передние конечности, вели стадный образ жизни. Из-за жизни в саванне изменилась терморегуляция: редуцировалась шерсть, увеличилось потоотделение, а потеря с потом ионов натрия компенсировалась переходом к хищничеству или потреблением поваренной соли. Небольшие клыки и резцы не выступали над общим уровнем зубов. Челюсти австралопитеков были массивнее, чем у современного человека. Надбровья выступали вперед, объем мозговой полости небольшой — не более 600 см^3; затылочный отдел закруглен.

В связи с прямохождением австралопитеки приобрели «человеческие» заболевания, а затруднение родов привело к тому, что преимущество получали самки, рожавшие недоношенных детей. Это привело к удлинению периода детства и способствовало увеличению срока обучения молодого поколения.

Время становления австралопитеков относят к периоду от 9 до 5 млн. лет назад. По продолжительности этот период значительно длиннее, чем вся последующая цивилизация.

Сейчас хорошо изучены остатки одного из ранних австралопитеков — афарского, найденного в Эфиопии. Это относительно небольшая обезьяна: длина тела 110—120 см, вес 30 кг, объем мозга 410 см^3, прямоходящая, зубы похожи на человеческие, обитала 3,5—4 млн лет назад. Впоследствии австралопитеки разделились на две линии:

австралопитек мощный коренастого телосложения, длина тела 150–155 см, вес 50–70 кг, череп массивный, объем мозга 510 см^3; зубы крупные, вегетарианец;

австралопитек африканский имел меньшие размеры, длина тела 120–130 см, вес до 40 кг, объем мозга 450 см^3; всеядный; положение тела при ходьбе было более выпрямленным.

Австралопитеки занимались собирательством и охотой, использовали подручные орудия: палки, дубины, камни и кости. Строили примитивные укрытия — шалаши и навесы. Огня не знали. Все они широко распространились по Африканскому материку (возможно, проникли в Азию, но вымерли 1 млн лет назад).

2–3 млн лет назад жили существа, еще более близкие к человеку. *Homo*

Основные стадии эволюции человека

	Антропоиды	Гоминиды — прямоходящие приматы				
	Dryopithecus	Australopithecus	Homo erectus	Homo sapiens		
	Обезьяноподобное животное; возраст 18–9 млн лет	Человекообразная обезьяна; возраст около 5 млн лет	Человек прямоходящий; возраст 2 млн–500 тыс. лет	Человек разумный; возраст 500–30 тыс. лет	Человек разумный; возраст 40 тыс. лет	Человек разумный; 10 тыс. лет
					Новые люди	
	Дриопитек	Австралопитек	Древнейший человек (питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек и др.)	Древний человек неандерталец	Кроманьонец	Современный человек
Внешний вид	Размеры небольшие; лазающие и ходящие в полувыпрямленном положении	Рост 120–150 см, масса 20–50 кг; прямохождение, рука — хватательный орган	Невысокий рост, массивный костяк	Невысокий рост (155–165 см), массивный костяк, коренастый, походка согнутая	Рост до 180 см, физический тип современного человека	
Череп	Человекообразные черты в строении челюсти	Зубы по форме сходны с человеческими. Объем мозга 430–550 $см^3$	Череп низкий, кости очень толстые, выраженные надбровные дуги, массивные челюсти. Объем мозга 700–1250 $см^3$	Череп более высокий, лоб низкий, скошенный, сильно развитые надбровные дуги. Объем мозга около 1400 $см^3$	Череп высокий, лоб прямой, без сплошного надбровного валика, развит подбородочный выступ. Объем мозга 1000–1600 $см^3$	Объем мозга 1000–1800 $см^3$
Орудия труда	Орудия труда отсутствуют	Систематически используют естественные предметы как орудие труда (кость, палка и т.д.)	Изготовляют примитивные каменные орудия труда (копье, сколотый камень, скребок, рубило)	Изготовляют обработанные каменные орудия труда (острия, скребки, ножи и др.)	Изготовляют сложные составные орудия труда из кости и камня	Изготовляют сложнейшие орудия труда и механизмы
Образ жизни	Стадный образ жизни	Стадный образ жизни, совместная охота	Общественный образ жизни; поддержание огня	Общественный образ жизни; использование огня. Строительство очагов и жилья. Первые захоронения	Родовая община. Строительство поселений. Появление обрядов. Возникновение искусства, гончарного дела, земледелия	Наивысшие достижения в науке, технике, искусстве

habilis — человек умелый имел длину тела до 120 см, вес 40—50 кг, объем мозга 660 $см^3$, всеядный. Эти существа приобрели способность изготавливать одно орудие с помощью другого, а не с помощью рук и зубов, как это делают обезьяны. Это были самые простейшие орудия — обколотая галька. Название орудийной культуры — олдувайская или галечная (так как в речных долинах сырьем для изготовления орудий служила галька). Орудия человека умелого окончательно вывели его из мира животных.

Питекантропы (древнейшие люди, архантропы)

Homo erectus — человек прямоходящий. Впервые костные фрагменты питекантропа обнаружил голландский врач Э. Дюбуа на о. Ява в 1891 г. Известно несколько форм древнейших человекообразных: *питекантроп* (о. Ява), *синантроп* (Китай), *гейдельбергский человек* (Германия), *атлантроп* (Алжир), *телантроп* (Южная Африка), *олдувайский питекантроп* (Центральная Африка). Время существования 1,5—0,5 млн лет назад. У ранних архантропов сохранялись примитивные обезьяньи признаки, а у поздних появлялось больше человеческих черт.

Особенности строения: рост 150—175 см, вес 70—80 кг; увеличились отделы головного мозга, объем мозга достигал 750—1400 $см^3$, левое полушарие больше правого; узкий покатый лоб, мощно развитый надбровный валик, массивные челюсти без подбородочного выступа. Появилась праворукость, руки более развиты; образовался небольшой свод стопы; позвоночник приобрел небольшой изгиб; речь на начальной стадии формирования в виде лепета (появляются отдельные слова: «дай», «на» и т. д.); жили стадами; заботились о ближних.

Питекантропы не были только собирателями. На охотничьих стойбищах найдены кости крупных животных. Охота требовала тесного сплочения племени. Тип охоты — облавы и засады. Стоянки разных типов свидетельствуют о существовании разделения труда. Орудия — каменные рубила, колуны, копья (заостренные палки). Люди занимались разными видами труда. Открытые типы стоянок: охотничьи лагеря, мастерские по добыче камня, долговременные стоянки. Жилища строили на открытых местах и в пещерах. Остатки очагов говорят об использовании питекантропами огня.

Неандертальцы (древние люди, палеоантропы)

Свое видовое название они получили благодаря находке в 1856 г. в долине Неандерталь (Германия). Обитали 200—35 тыс. лет назад в Европе, Азии и Африке. Время существования поздних неандертальцев совпадает с последним оледенением. Неандертальцы были неоднородной группой. Особенности строения этих древних людей: объем мозга 1200—1700 $см^3$, череп более высокий и округлый, лоб низкий, скошенный, сильно развиты надбровные дуги, наличие подбородка; длина тела 155—165 см; массивное телосложение.

Технология обработки камня неандертальским человеком отличалась относительно высоким уровнем. Они создали культуру скребел и наконечников. Техника получения заготовок орудий требовала опыта, технических знаний, точной координации движений, большого внимания. Опыт позволял древнему человеку сокращать количество времени, необходимого для изготовления орудий. Из дерева изготовлялись сосуды для воды и элементы жилищ.

Неандертальцы были искусными охотниками. На их стоянках обнаружены скопления костей крупных животных. Сложные охотничьи действия были под силу согласованной группе неандертальцев. Использовались приемы облав или гона животных, туши убитых животных разрезали и прожаривали на огне. Делали меховую простую одежду. Обнаруженные зернотерки из камня позволяют предполагать, что существовала примитивная обработка зерна.

Изменился характер поселений. Заселялись навесы, гроты, пещеры. Для защиты костров от ветра устраивались ветровые заслоны. Появились погребения — первые достоверные следы захоронения умерших.

Начиная с рубежа 40 тыс. лет неандертальцы сосуществовали с вполне сложившимися людьми современного типа.

Человек современного типа, ископаемый и современный (неоантропы)

Homo sapiens — человек разумный. Максимальный геологический возраст полностью сформировавшихся в эволюции ископаемых неоантропов ранее оценивался в 40 тыс. лет.

Название *«кроманьонцы»* (так обозначают в литературе ископаемых неоантропов) обязано известному французскому памятнику верхнего палеолита — гроту Кро-Маньон. Ареал распространения кроманьонского человека огромен. С его появлением видовая эволюция человека завершается.

Признаки отличия черепов кроманьонцев от неандертальцев: менее выступающий вперед лицевой отдел, высокое выпуклое темя, высокий прямой лоб, округлый затылок, меньшие по размерам четырехугольные глазницы, меньше общие размеры черепа. Сформирован подбородочный выступ черепа: надбровный валик отсутствует, челюсти развиты слабее, зубы имеют малую полость. Объем мозга 1000—1600 см^3; рост до 180 см. Строение скелета туловища ископаемых неоантропов не отличается от современного типа, хотя кости его более массивны.

Жили кроманьонцы в среднем 30—50 лет. Такая же продолжительность жизни сохранялась у человека современного типа до Средних веков.

Кроманьонцы изготавливали более сложный набор орудий: ножи, наконечники копий, иглы, гарпуны и т. д. Костяные орудия были прочными и более долговечными, чем каменные. Гарпуны позволяли эффективно добывать рыбу. Приемы охоты с использованием знания местности позволяли убивать зверей тысячами. Человек получил возможность проживания в труднодоступных районах.

Жили в пещерах, которые использовались круглый год или для сезонного проживания. Также строили жилища в речных долинах, где складывали из камня стены, а крышу изготовляли из шкур. Кочующие охотники строили легкие шалаши. Суровые климатические условия кроманьонцам помогала переносить теплая одежда.

Возникло искусство — скульптуры, настенная живопись в пещерах. Гравюры животных и людей были сделаны на камнях, костях, оленьих рогах.

Появились обряды, вера в загробную жизнь, ритуальные погребения.

Современный человек и его эволюция (неоантропы)

Существуют две основные точки зрения происхождения человека современного типа:

гипотеза *полицентризма*: человек разумный возник в нескольких местах планеты из разных предковых форм, принадлежащих к палеоантропам;

гипотеза *моноцентризма*: существовало единое место возникновения человечества от какого-то общего предка, после чего началось активное расселение по планете.

Все современное человечество принадлежит к одному виду. Общий уровень физического и умственного развития одинаков у всех людей. Внутри вида *Homo sapiens* выделяют три большие расы: *негроидную, европеоидную, монголоидную*. Каждая из них делится на малые расы. Различия между расами сводятся к особенностям цвета кожи, волос, глаз, формы носа, губ и т. д. Возникли эти различия в процессе приспособления человеческих популяций к местным природным условиям. Происхождение рас основывалось на проявлении главных механизмов изменения генофонда и популяций — естественного отбора и дрейфа генов.

Эволюционная завершенность человека относительна и не означает полного прекращения изменений его биологических свойств. Антропологи на основании анатомических наблюдений прогнозируют появление *Homo futurus* — человека будущего. Биологическая организация современного человека дает возможность безграничной социальной эволюции.

Факторы антропогенеза

Возникновение прямохождения позволило освободить передние конечности.

Трудовая деятельность способствовала развитию мозга.

Стадный образ жизни — совместная деятельность позволяла совершать сложную тяжелую работу, которую невозможно было выполнить одному.

Возникновение речи и развитие языка способствовали передаче информации и координации деятельности.

Открытие и использование огня привели к активному употреблению мясной пищи, которая богата незаменимыми аминокислотами, способствующими развитию мозга.

Развитие высшей нервной деятельности способствовало обучению.

Развитие альтруистических наклонностей — бескорыстная забота о благе других и готовность жертвовать для других своими личными интересами.

Додарвиновский период развития биологии

Уже в древности античные философы обосновывали идеи о возможности развития природы. В трудах Аристотеля (IV в. до н. э.) и Гераклита (VI в. до н. э.) говорится о едином плане строения всего живого. В сочинениях Гераклита выдвигается мысль о происхождении всего живого из неживого.

Для средневекового периода характерно *метафизическое представление о природе*: природа неизменна, постоянна, изначально создана Богом.

Изучение природы, накопление фактических данных, описание новых объектов животного и растительного мира привели к появлению систематики.

Карл Линней (1707—1778) — великий шведский натуралист, врач, создатель систематики. В работе «Система природы» (1735 г.) он обобщает свои взгляды и создает первую научную классификацию живых организмов. Линней создал *систематику* — науку о принципах классификации живых организмов, и *номенклатуру* — правила наименования.

Карл Линней считал, что «видов столько, сколько их создало Бесконечное существо».

Впервые предложенная в 1623 г. Каспаром Баугином для обозначения растений бинарная номенклатура была узаконена Линнеем как обязательное условие для описания вида. Линней установил принцип иерархичности систематических категорий (подвиды → виды → роды → отряды → классы). Линней ввел в понятие вида морфологический и физиологический критерии (возможность получения плодовитого потомства).

Трансформизм

Идеи трансформистов опирались на идеалистические взгляды о возникновении материи: материя создана Творцом, он же придал ей движение; природа способна изменяться, трансформироваться. Ярким представителем трансформизма был французский биолог-энциклопедист Жорж Луи Бюффон (1707—1788), выступавший против дискретности видов в пользу непрерывных рядов изменяющихся форм.

Первая целостная концепция эволюции. Ж. Б. Ламарк

Жан Батист Ламарк (1744—1829) сформулировал первую эволюционную концепцию. Согласно представлениям Ж. Б. Ламарка, Творец создал материю и природу; все основные живые и неживые объекты возникли из материи под воздействием природы. Усложнение организации живых существ — результат эволюции.

Ступени эволюции, ее «градации», лежат не на прямой линии, а имеют множество ветвей и отклонений. Всем живым организмам присуща изменчивость — это необходимый фактор эволюции. Однако движущая сила эволюции — ее главный фактор по Ж. Б. Ламарку — это, во-первых, внутреннее стремление к развитию (т. е. желание организма), во-вторых, упражнение или неупражнение органов. По Ламарку, длинная шея у многих болотных птиц есть результат двух процессов:

1. Тренировки на упражнения шеи у птиц, не желавших нырять для того, чтобы доставать корм со дна.
2. Желание удлинить шею, вызывающее прилив крови и «других флюидов» и усиленный рост шеи.

Основная таксономическая категория — *вид*. В классификации Линнея было пять типов таксонов: разновидность, вид, род, отряд, класс.

Бинарная номенклатура — двойное название с указанием рода и вида, например Аскарида человеческая *(Ascaris lumbricoides)*, — также была введена Линнеем.

В систематике Линнея человек был правильно отнесен к отряду приматов.

Однако эта система была искусственной, основывалась на сходстве только внешних признаков и не отражала реальных связей в органическом мире. По своим идеологическим воззрениям Линней придерживался *креационизма* — идеи божественного сотворения жизни и ее неизменности.

С накоплением данных и развитием науки параллельно креационизму оформилось мировоззренческое направление *трансформизм* — жизнь изначально создана Богом, но в ней заложено стремление к развитию и совершенствованию.

Яркий представитель трансформизма Ж. Б. Ламарк в работе «Философия зоологии» (1809 г.) изложил *основы первого целостного эволюционного учения*. На значительном материале Ламарк доказал, что *виды изменяются*. Причина изменчивости — стремление к развитию, заложенное Богом. Механизм изменчивости — упражнение или неупражнение органов.

Согласно Ламарку, жизнь возникла в форме простых элементов, затем начался длительный процесс постепенного усложнения и развития от низших форм к высшим. Этот процесс был назван *«градацией»*. (Ламарк также ввел термины «биология» и «биосфера».) Однако Ламарк считал виды и другие таксономические категории условными.

Эволюционное учение Чарлза Дарвина

Чарлз Дарвин (1809—1882) — великий английский ученый, энциклопедист, создал основы современной теории эволюции. В своем труде «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859 г.) он писал, что главной движущей силой эволюции является естественный отбор на основе наследственной изменчивости.

Теория эволюции основана на двух положениях:

1. Свойством живых организмов является изменчивость. Главную роль играет *наследственная изменчивость*. При изменении условий среды наследственные изменения могут определить судьбу отдельных особей и популяций. Наследственная изменчивость — материал для эволюции.

2. *Естественный отбор* — это результат «борьбы за существование» и выживание наиболее приспособленных особей, их размножение. С другой стороны, это гибель наименее приспособленных, их исключение из эволюционного процесса. Дарвин выделял *три формы борьбы за существование*: внутривидовую, межвидовую, борьбу с неблагоприятными условиями среды.

Значение учения Ч. Дарвина:

предложено *первое естественнонаучное объяснение эволюции*;

установлены *движущие силы*: *наследственная изменчивость и естественный отбор*;

предложено объяснение видообразования и многообразия видов в природе;

объяснен процесс создания человеком новых сортов растений и пород животных.

Микроэволюция

Микроэволюция — это эволюционные изменения, которые происходят внутри вида, приводят к его дифференцировке и завершаются видообразованием.

Термин «микроэволюция» был введен в 1927 г. Ю. А. Филипченко для отделения процессов макромасштаба и видообразования. В современном смысле этот термин был предложен Ф. Г. Добржанским (1937 г.) и Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1938 г.).

Популяция — элементарная единица эволюции

Популяция — это элементарная, далее неразделимая единица, на которой можно исследовать процесс эволюции.

Популяция — минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу.

Основные эколого-генетические характеристики популяции

Зная характеристики популяции и динамику их изменений, можно оценить эволюционные процессы в популяции.

Основные экологические характеристики популяции: *популяционный ареал* (см. раздел «Экология»); *численность особей в популяции; динамика популяций* (колебания размеров и численности популяции); *возрастной и половой состав.*

К основным *генетическим характеристикам* можно отнести фенотипические характеристики (морфофизиологические):

1. *Частота встречаемости того или иного фенотипа* (отражает частоту того или иного аллеля популяции).

Пример. При использовании для борьбы с крысами антикоагумента варфарина в Англии (60-е гг. XX в.) произошло изменение состава популяции. После значительного снижения численности стали возникать популяции с устойчивостью к этому яду. Произошел бессознательный отбор на устойчивость. Варфарин стал неэффективен.

2. *Генетическая гетерогенность популяции*, которая возникает в результате мутационной изменчивости или комбинаторики генов в ходе полового размножения.

Значение мутационной изменчивости подчеркивал С. С. Четвериков (1926 г.) — один из основателей популяционной генетики. Популяция насыщена мутациями, как «губка» (типы мутаций, их классификацию см. в разделе «Генетика»). Совокупность генотипов всех особей популяции называют *генофондом*. Понятие «генофонд» ввел российский генетик А. С. Серебровский. От уровня генетического разнообразия зависит интенсивность процессов, протекающих в популяциях.

3. *Генетическое единство популяции и динамическое равновесие отдельных генотипов* (аллелей). Любая популяция — сложная генетическая система, находящаяся в равновесии. Моделью для изучения генетических процессов является идеальная популяция. Идеальная популяция — это популяция, в которой:

все особи свободно скрещиваются между собой;

не происходит мутационного процесса;

отсутствует давление внешних факторов (нет отбора).

В идеальной популяции выполняется *правило*: частота аллелей одного гена не изменяется в поколениях. Соотношение частоты аллелей описывается по *формуле Харди–Вайнберга*: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, где p — частота встречаемости одного аллеля; q — частота встречаемости второго аллеля ($p + q = 1$, $p = 1 - q$).

В реальной популяции не соблюдаются характеристики популяции. Кроме того, на частоту фенотипа в популяции оказывают влияние не только частота данного аллеля, но и такие свойства, как пенетрантность и экспрессивность.

Таким образом:

популяция — элементарная эволюционная единица;

особь в популяции — объект действия главного эволюционного фактора — естественного отбора;

мутации — элементарный эволюционный материал;

вид — качественный этап эволюционного процесса.

Основную роль в видообразовании отводят изучению *факторов эволюции*.

Факторы эволюции

Эволюционным фактором может быть любой фактор, воздействующий на популяции, но среди всех выделяют главные элементарные факторы эволюции:

I. Наследственная изменчивость.
II. Популяционные волны («волны жизни»).
III. Изоляция.
IV. Естественный отбор — движущий фактор эволюции.

Изменчивость как элементарный фактор эволюции

Протекание любого эволюционного процесса невозможно без изменения генофонда популяции (генотипического состава). Генетическая гетерогенность популяции связана с качественными перестройками генофонда. С генетической точки зрения эволюция — это изменение состава генов (аллелей) в данной популяции. Частота какого-либо гена (аллеля) зависит от ряда факторов.

1. Факторы, обеспечивающие *генетическую гетерогенность популяции*:
— мутационная изменчивость (генная, хромосомная, геномная);
— рекомбинации генов в процессе кроссинговера и свободного сочетания гамет при половом размножении.

2. Факторы, обеспечивающие *изменения генного равновесия в популяции* за счет поступления новых аллелей или элиминации (исчезновения) большей части основных аллелей. Это:
— миграции особей из одной популяции в другую;
— «дрейф генов» (генетико-автоматические процессы) — были открыты российскими генетиками Н. П. Дубининым и Д. Д. Ромашовым, американским исследователем С. Райтом и английским биологом Р. Фишером. *«Дрейф генов»* — это значительное изменение частоты встречаемости какого-либо редкого аллеля (рецессивного) вследствие гибели части особей или их миграции из популяции. В результате происходит «гомозиготизация» особей и затухание изменчивости.

В малой популяции наблюдаются резкие колебания частот аллелей, вплоть до полной утраты какого-либо аллеля в результате случайных явлений.

«Эффект основателя». Американский биолог Э. Майр описал процесс развития популяции от одной или нескольких особей, обитающих в труднодоступных местах. «Эффект основателя» определяет генофонд образующейся популяции, который будет значительно отличаться от исходной.

Пример. Частота встречаемости аллелей I^0 составляет у большинства популяций североамериканских индейцев около 90 %, аллели I^A, I^B практически отсутствуют. Считают, что это связано с переселением очень малочисленных групп монголоидных племен на Аляску по Берингову мосту около 10 тыс. лет назад. Частоты аллелей I^A, I^B исходно составляли от 5 до 30 %, и, по-видимому, эти аллели были утрачены.

Значение изменчивости в эволюции: мутационный процесс и рекомбинационные перестройки генофонда популяции являются фактором-поставщиком элементарного эволюционного материала.

Популяционные волны, или «волны жизни»

Популяционные волны — это резкие периодические или непериодические колебания численности организмов в природных популяциях. Понятие «волны жизни» ввел С. С. Четвериков (1905 г.).

Пример. Максимальные колебания численности популяции — в 12 млн раз — отмечены для сибирского шелкопряда в западносибирских лесных биоценозах.

Если численность популяции резко снижается, то могут остаться немногие особи. При следующей вспышке численности именно эта группа положит начало новой генетической структуре популяции.

Изоляция как элементарный фактор эволюции

Изоляция — это возникновение любых барьеров, препятствующих свободному скрещиванию внутри данного вида. Выделяют два вида изоляции:

1. *Пространственная*, или *географическая, изоляция.* Эта изоляция может существовать в разных формах: создание водных преград для сухопутных организмов, барьеры суши изолируют виды-гидробионты и т. д.
2. *Биологическая изоляция* предотвращает встречу потенциально-брачных партнеров в результате различных причин. Это может быть:
— *этологическая изоляция* (несоответствие брачных ритуалов в поведении);
— *механическая изоляция* (отсутствие осеменения при копуляции);
— *генетическая изоляция* (несовместимость гамет, гибель зигот непосредственно после оплодотворения).

Пример. При межвидовом спаривании могут образовываться жизнеспособные гибриды, но у них не образуются нормальные половые клетки. Мул — гибрид лошади и осла — бесплоден.

Значение изоляции в эволюции: закрепление и усиление начальных стадий генотипической дифференцировки.

Значение трех элементарных факторов

Мутационный процесс и «волны жизни» — факторы-поставщики элементарного эволюционного материала. Изоляция — фактор-усилитель генетических различий между популяциями. Общим для них является ненаправленность, неопределенность действия.

Решающим фактором, придающим направление эволюции, является действие естественного отбора.

Естественный отбор — движущий и направляющий фактор эволюции.

Все основные положения о естественном отборе были развиты Ч. Дарвином. В настоящее время они дополнены и расширены в современной теории эволюции.

1. *Предпосылки естественного отбора*: наследственная гетерогенность особей; избыточная численность потомства; «борьба за существование», которая включает:
   а) конкурентные взаимоотношения в «борьбе» за ресурсы — это может быть внутривидовая и межвидовая борьба;
   б) «борьба» с окружающими неблагоприятными абиотическими факторами.

Естественный отбор (по Ч. Дарвину) — это процесс избирательного размножения одних, наиболее приспособленных, и гибель других особей. С современной позиции учитывается изменение генофонда популяции. Естественный отбор — это избирательное воспроизведение генотипов или генных комплексов.

Популяция — это поле действия отбора. Именно популяция является единицей эволюции. Особь — это элементарный объект отбора. *Единица отбора* — это не отдельный признак или свойство, а весь генотип, вся особь в целом.

Примеры. 1. Появление индустриального меланизма у бабочек березовой пяденицы. Темноокрашенные формы стали преобладать в промышленных районах Манчестера, где стволы берез были «закопченными». Птицы поедали белых бабочек на темном фоне и не замечали меланистов.
2. Серповидноклеточная анемия — болезнь крови, возникающая в результате генной мутации (изменения в β-цепи гемоглобина). Приводит к снижению способности эритроцитов переносить кислород. При гомозиготном состоянии этого гена особи погибают на ранних стадиях развития (до двух лет). Однако высокая частота этого аллеля в популяциях негров Африки (до 20 %) и других районов связана с большей устойчивостью гетерозиготных особей к малярии, чем у нормальных людей. Естественный отбор был направлен на выживание более устойчивых гетерозигот и сохранение летального гена.

2. *Основные формы естественного отбора*

Выделяют три основные формы естественного отбора (рис. 55):

1) *Стабилизирующий отбор* — форма естественного отбора, направленная на поддержание среднего значения признака или свойства.
Пример. Биохимическое единство жизни — результат действия стабилизирующего отбора:
— в состав практически всех белков входит набор из 20 аминокислот;
— механизмы репликации и репарации очень сходны для многих организмов;
— гены «жизнеобеспечения»: р-РНК, гистоны, цитохромы — консервативны, благодаря действию стабилизирующего отбора.
Стабилизирующая форма отбора была открыта российским ученым И. И. Шмальгаузеном.

2) *Движущий отбор* — это отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака. Способствует закреплению новой нормы.
Результатом движущего отбора является утрата признака (утрата

Движущий | Стабилизирующий | Дизруптивный
Частота | Поколения | Давление отбора | Фенотипический признак

Рис. 55. Три типа отбора, действующего в популяциях. O — первоначальное положение точки соответствия оптимального фенотипа оптимальным условиям среды; N — новое положение точки соответствия. Особи, признаки которых попадают в закрашенные участки, оказываются в невыгодном положении и элиминируются отбором. Цифрами *1–3* указана последовательность поколений

крыльев у некоторых птиц, вторичнобескрылых насекомых; глаз у пещерных животных и др.).

3) *Дизруптивный отбор* — отбор, благоприятствующий более чем одному фенотипу и действующий против средних форм.
Пример. Возникновение двух растений погремка раннецветущего и позднецветущего стало результатом постоянных покосов, осуществлявшихся в середине лета.

3. *Результат действия естественного отбора* — возникновение адаптаций.

Адаптации — это закрепляющиеся в ходе эволюции приспособления (конкретные морфофизиологические свойства) к условиям среды.

Примеры. Средства пассивной защиты — хитиновый покров членистоногих, раковины моллюсков, панцирь черепах и др. Покровительственная окраска — изменение окраски покровов пушных зверей по сезонам; хроматофорные клетки в коже камбалы, хамелеона и др. Маскировка — имитация неживых предметов окружающей обстановки — гусеницы. Мимикрия — сходство в форме тела и окраске незащищенных животных с защищенными. Предупреждающая (угрожающая) окраска — божья коровка, оса и др. Приспособления к экстремальным условиям жизни (кактусы, пустынные животные, пингвины).

Однако приспособленность организмов всегда относительна и соответствует определенным условиям среды; на другом уровне организации организм оказывается неприспособленным.

Основной этап эволюционного процесса — вид

Вид — это качественный этап процесса эволюции.

Вид — это совокупность особей, обитающих в определенном ареале, имеющих общие морфофизиологические признаки, свободно скрещивающихся между собой и представляющих устойчивые генетические системы.

Вид — это совокупность популяций.

В пределах одного вида между популяциями возможно небольшое отличие по группе признаков. Часто это может быть связано с географическим распределением популяции.

Клинальная изменчивость — это географическая изменчивость признаков в пределах вида. Виды имеют четко ограничивающий набор признаков. Даже близкородственные виды отличаются друг от друга.

Хиатус — это «разрыв» в непрерывном ряду признаков, указывающий на различие между видами.

Критерии вида. Для разделения (выделения) видов существует набор критериев: морфологический; физиолого-биохимический; эколого-географический и генетический — главный критерий вида.

Морфологический критерий определяет сходство внешнего и внутреннего строения особей данного вида. Долгое время был главным и единственным, но оказался недостаточным, так как существуют виды-двойники.

Пример. Существует комплекс видов-двойников, ранее объединявшихся под названием «малярийный комар» *(Anopheles maculipennis).* В одних регионах он кормится на человеке, в других — на домашних животных; размножается в солоноватой воде, в некоторых регионах размножается исключительно в пресной воде. Изучение показало, что существует шесть видов-двойников, практически неразличимых на стадии имаго, но отличающихся по строению яиц, личинок.

Физиолого-биохимический критерий. Физиолого-биохимическое сходство наблюдается больше у близких видов, чем у далеких.

Пример. Развитие молекулярной биологии позволило установить строение пигментов крови у ряда животных. Строение гемоглобина оказалось очень сходным у систематически близких видов.

Пример внутривидовой биохимической изменчивости. У собак конечным продуктом азотистого обмена является аллантоин, который выделяется в мочу. Но у одной из пород в моче накапливается мочевая кислота, что характерно для человека и высших приматов.

Эколого-географический критерий. Каждый вид характеризуется своим географическим ареалом и собственной средой обитания — экологической нишей. Однако существуют виды с совпадающими ареалами и виды-космополиты (домовая муха, воробьи).

Генетический критерий — основной критерий вида. Каждый вид характеризуется определенным набором хромосом: числом, парностью, строением хромосом, выявленным с помощью дифференциальной окраски, — кариотипом.

Пример. Анализ хромосомного набора позволил разделить единый вид полевки обыкновенной *(Microtus arvalis)* на два подвида, содержащие 46 *(Microtus arvalis)* и 54 *(Microtus Sub-arvalis)* хромосомы.

Вид — генетически устойчивая система, сохраняющая свою целостность.

Образование видов — результат микроэволюции

Видообразование — это разделение (во времени и пространстве) прежде единого вида на два или несколько. Видообразование происходит в результате постоянно совершающихся внутри видов процессов микроэволюции. Выделяют три основных пути и два способа видообразования.

Большой вклад в изучение видообразования внес Э. Майр. Он выделил три основных пути, ведущие к появлению новых видов (рис. 56):

1. *Филетическое видообразование.* Вид А превращается в ходе эволюции в вид В. Число видов не изменяется.
2. *Гибридогенное видообразование.* Этот путь связан со слиянием двух существующих видов А и В и образованием вида С.
   Пример. Культурная слива — естественный тетраплоид, возникший из терна и алычи в результате последующей полиплоидизации при слиянии гамет сливы и терна.
3. *Дивергентное видообразование (расхождение).* Из одного вида в результате образуются два. Этот путь, по-видимому, наиболее распространенный.

Этот путь первым указал Ч. Дарвин, выдвинув *принцип дивергенции:* виды стремятся к максимальному заполнению мест обитания и способов существования. Постоянное образование отличий и приспособлений к разным местам обитания составляет основу процесса дивергенции (рис. 57).

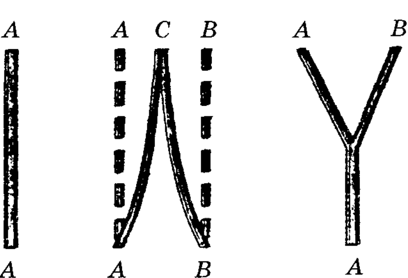


Рис. 56. Три основных пути, ведущие к появлению новых видов. Слева направо — филетическое видообразование, гибридное происхождение вида, происхождение вида путем дивергенции (расхождения)

Основные способы видообразования базируются на возникновении различной изоляции внутри вида.

1. *Симпатрическое видообразование* (от лат. *sym* — одинаковый, *patria* — родина). Видообразование происходит в пределах одного ареала. Изоляция — экологическая, чаще генетическая (возникновение хромосомных перестроек).

Пример. При возникновении тетраплоидного растения (4n)

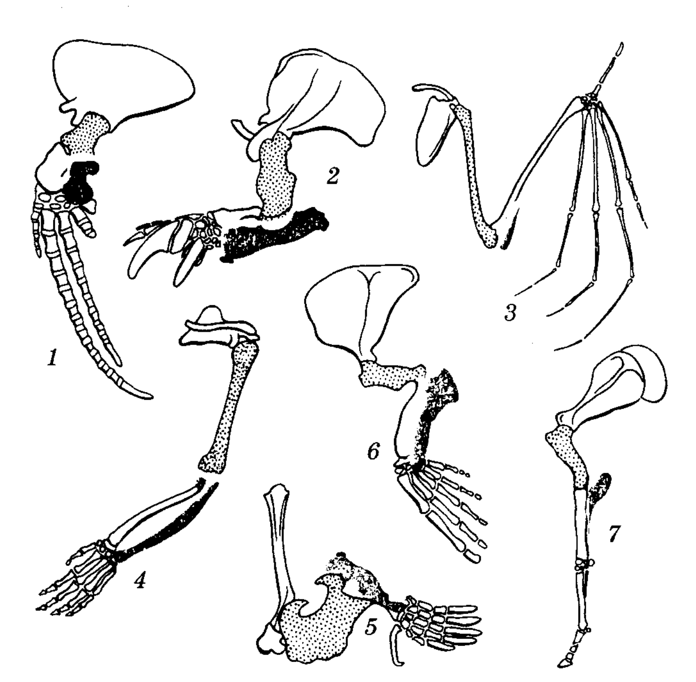


Рис. 57. Дивергенция передних конечностей позвоночных животных: *1* — финвала; *2* — гигантского броненосца; *3* — рыжей вечерницы; *4* — гориллы; *5* — крота; *6* — сивуча; *7* — лошади Пржевальского

гибриды с диплоидным (2n) будут стерильны. В роде табака (*Nicotiana*) и картофеля (*Solanum*) исходное число хромосом равно 12, но есть виды с 24, 48, 72 хромосомами.

2. *Аллопатрическое видообразование* (от лат. *allos* — разный, *patria* — родина). Этот способ видообразования основан на пространственной изоляции. Новые виды могут возникнуть в результате распадения широкого исходного ареала на несколько других, меньших.

Макроэволюция

Макроэволюция — это эволюционные процессы на надвидовом уровне, приводящие к образованию таксонов надвидового ранга.

Процесс микроэволюции продолжается без какого-либо перерыва и на макроэволюционном уровне. Изменяется только возможность скрещиваний между видами. Новые виды могут вступать в межвидовые отношения, что влияет на факторы эволюции и, в свою очередь, действует на микроэволюционные процессы. События макроэволюции охватывают миллионы лет, и их изучение основано на других методах (палеонтологии, морфофизиологии, строении ДНК и белков различных групп).

Филогенез — это историческое развитие организмов, как в целом таксоне, так и в отдельных таксонах. Выделяют четыре основные формы филогенеза:

1. *Филетическая эволюция* — это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе (без учета возможных дивергентных ответвлений).

Пример. Развитие предков лошадей по прямой линии: эогиппус — миогиппус — парагиппус — современная лошадь.

2. *Дивергенция* — расхождение ветвей древа жизни от единого ствола предков.

Пример. Возникновение разнообразных по морфологическим особенностям вьюрков, например на Галапагосских островах, от единого предка.

3. *Конвергенция* — это процесс формирования сходного фенотипического облика особей двух или нескольких групп.

Примеры. Формирование сходных форм тела у акуловых, ихтиозавров и китообразных. Представители разных филогенетических групп имеют большое сходство в строении в связи с приспособлением к жизни в водной среде.

Сходство строения глаз млекопитающих и головоногих моллюсков.

4. *Параллелизм* — формирование сходного облика изначально дивергентными, но генетически близкими группами. Параллелизм — это конвергенция на основе гомологичных органов.

Пример. Развитие саблезубости в стволе кошачьих возникала неоднократно.

Основные направления эволюции

Крупнейшие российские эволюционисты А. Н. Северцов и И. И. Шмальгаузен выделили три главных направления эволюции (рис. 58):

1. Арогенез (ароморфоз).
2. Аллогенез (идиоадаптации).
3. Катагенез (общая дегенерация).

Арогенез — крупные эволюционные изменения, ведущие к общему усложнению строения и функций организмов, в результате чего затрудняется освоение новых природных зон, появление крупных приспособлений. *Ароморфозы* — крупные адаптации, приводящие на путь арогенеза (на схеме выход из одной плоскости в другую).

Примеры. Появление легких у наземных позвоночных позволило освоить новую среду обитания, сушу. В эволюции млекопитающих к ароморфозам можно отнести появление шерстного покрова, живорождение, вскармливание детенышей молоком.

Аллогенез — развитие группы внутри одной адаптивной зоны, адаптаций одного масштаба. *Идиоадаптации* — адаптации одного масштаба при формировании разных групп в пределах одной адаптивной зоны (расходящиеся ветви на одной плоскости).

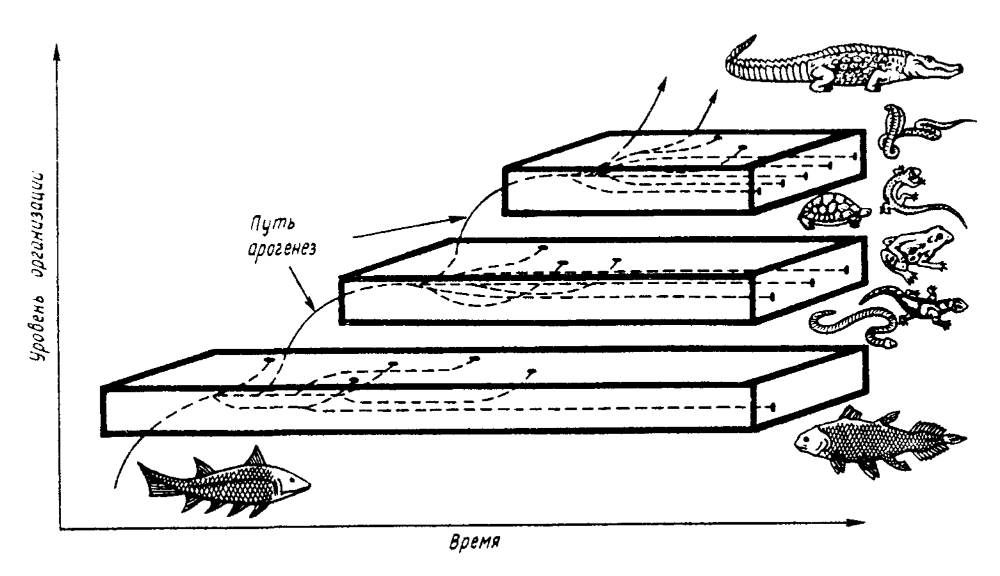


Рис. 58. Схема развития группы по путям аллогенеза внутри адаптивной зоны (на плоскости) и арогенеза — с выходом в новую адаптивную зону (в новую плоскость)

Примеры. Появление крыла — ароморфоз. Изменение формы крыла в связи с особенностями полета птиц — идиоадаптация. Появление цветка — крупный ароморфоз. Изменение в форме цветка в связи со способом опыления — идиоадаптация.

Катагенез — эволюционный процесс, приводящий к упрощению организации.

Общая дегенерация — исчезновение систем органов и структур, то есть морфофизиологическая деградация.

Примеры. Паразитические формы составляют 4—5 % от общего числа современных видов животных. На крабах паразитирует ракообразное — саккулина. Во взрослом состоянии, находясь на теле краба, она имеет вид мешка, набитого половыми продуктами, с отходящими от него отростками. И только изучение личиночных стадий позволило выяснить принадлежность этого вида к ракообразным. Утрата пищеварительной системы у класса Ленточные черви произошла в результате паразитирования в тонком кишечнике хозяина.

Биологический прогресс и регресс в эволюции

Биологический прогресс — это такой ход эволюционного процесса, при котором: постоянно нарастает численность особей в популяциях; расширяется ареал; увеличивается разнообразие адаптаций.

Биологический прогресс — это успех и процветание какой-либо группы организмов.

Наиболее часто биологический прогресс обеспечивается за счет появления ароморфозов. Однако существуют группы, претерпевшие дегенерацию систем и органов, но за счет этого приспособившиеся к новым условиям и широко распространившиеся.

Биологический регресс — это процесс противоположного направления. Для него характерно уменьшение численности особей в популяциях, сокращение ареала, сокращение числа видов (вплоть до элиминации).

Биологический регресс часто связан с дегенерацией и всегда приводит к упадку. В этом заключается отличие биологического регресса от общей дегенерации. Биологический регресс может быть не связан с дегенерацией. Например, вымирание динозавров связано с неприспособленностью к изменившейся среде, без дегенерации каких-либо систем.

Основные положения синтетической теории эволюции

1. Материал эволюции — наследственные изменения (мутации). Мутационная изменчивость носит случайный и ненаправленный характер.
2. Единственный движущий фактор — отбор случайных мутаций, возникающих в генофонде популяций.
3. Наименьшая единица эволюции — популяция.
4. Эволюция носит дивергентный характер, то есть один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов.
5. Образование нового вида — этап эволюционного процесса. Видообразование происходит постепенно и длительно. Видообразование — последовательность смены популяций.
6. Вид — реально существующая единица. Вид обладает динамичностью (только внутри всегда возможен обмен аллелями). Вид обладает целостностью и замкнутостью: существуют механизмы поддержания целостности на уровне популяций (географическая, биологическая, генетическая изоляция) и на уровне генофонда (группы сцепления, системы репарации).
7. Репродуктивная изоляция как критерий вида неприменима к группам организмов без полового процесса (некоторые грибы), партеногенетичным, апомиктичным формам. Этот критерий неприменим для вымерших групп организмов. Для ископаемых форм применяют термин «фратрия».
8. Макроэволюция, то есть образование надвидовых таксонов, происходит на основе тех же закономерностей, что и микроэволюция.
9. Любой реальный таксон имеет монофилетическое происхождение.
10. Эволюция непредсказуема, имеет ненаправленный характер к некой конечной цели.

Сальтационная теория эволюции

Сальтационная теория (от лат. *saltatio* — скачок) была выдвинута в 1899 г. русским ботаником С. И. Коржинским. Ее суть в том, что видообразование идет за счет редких скачков — мутаций. К аналогичным взглядам пришел в начале XX в. голландский ботаник Гуго де Фриз, основоположник мутационной теории. Действительно, видообразование у растений может с большой вероятностью происходить путем полиплоидии, что, однако, не противоречит синтетической теории эволюции СТЭ, рассматривающей видообразование как смену генных частот под действием отбора. В ряде групп организмов до 90 % случаев видообразования начинается с хромосомных перестроек.

Концепции СТЭ и сальтационная теория дополняют друг друга.

Современная теория эволюции

Теория эволюции находится сегодня в стадии дальнейшего развития и становления.

1. Современная теория эволюции основывается на принципах, заложенных гениальным Ч. Дарвином.
2. В ней сохраняются основные положения синтетической теории эволюции.

В то же время современная теория эволюции принимает во внимание все новые данные, основанные на современных исследованиях, рассматривает роль переноса генов в пределах одного поколения (путем трансформации, трансдукции с участием вирусов и ретровирусов), симбиогенеза и других явлений.

ЭКОЛОГИЯ

Термин «экология» был введен в 1866 г. Э. Геккелем и определен как «наука о местообитании». *Экология* — биологическая наука, изучающая организацию и функционирование надорганизменных систем: популяций, биоценозов (сообществ), биогеоценозов (экосистем), биосферы. *Экология* определяется также как наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой.

Предмет изучения экологии — принципы строения и функционирования различных надорганизменных систем. Экология изучает живые системы на популяционно-видовом уровне, биогеоценотическом и биосферном.

Задачи экологии (соответствуют уровням изучения жизни)

На популяционно-видовом уровне:
- изучение влияния на организм различных факторов среды;
- динамики численности популяций;
- изменения структуры (состава) популяций.

На уровне биогеоценозов:
- изучение взаимодействий между популяциями различных видов;
- потока энергии через живые системы;
- потока вещества через живые системы;
- законов развития и смены сообществ.

В экологии выделяют ряд разделов: популяционная экология, экология сообществ, экология водных систем (гидробиология) и др.

Экология делится также на аутэкологию, демэкологию и синэкологию.

Аутэкология — изучает отдельные организмы и их приспособления к окружающей среде.

Демэкология — экология популяций.

Синэкология — экология сообществ; она исследует группы организмов в их взаимодействии со средой и между собой.

Понятия «среда обитания» и «экологические факторы»

Среда обитания — это комплекс окружающих условий, воздействующих на организм (особи одного вида, популяции других видов, любые неживые объекты, физические и химические процессы и явления).

Экологические факторы — это компоненты среды обитания, влияющие на организм.

Экологические факторы подразделяются на:

I. Абиотические.
II. Биотические.
III. Антропогенные.

Все факторы можно разделить на *условия* и *ресурсы*.

Ресурсы — это компоненты среды обитания, которые могут потребляться организмом, при этом снижается их доступность для других (пища).

Условия — это факторы, воздействие которых не зависит от их потребления другими организмами (температура).

I. Абиотические факторы — это все факторы неживой природы. Важнейшими являются свет, температура, влажность, атмосфера, состав почвы и др.

Солнечный свет — источник энергии для живых организмов. Биологическое действие зависит от длины волны, интенсивности, периодичности, (рис. 59). *Ультрафиолетовые лучи* характеризуются самой высокой энергией квантов. Стимулируют у животных биосинтез витамина D. Воспринимаются зрением некоторых насекомых. Могут стать причиной мутационных изменений. *Видимый свет* обеспечивает фотосинтез. Необходим для зрения и ориентации в пространстве. Обеспечивает фотопериодизм. *Фотопериодизм* — реакция живых организмов на изменение длины светового дня. Регулирует суточные и сезонные ритмы живых организмов.

Примеры. У животных: миграция птиц, смена шерстного покрова у млекопитающих, впадение в спячку, брачное поведение. У растений: цветение короткодневных и длиннодневных растений летом и осенью, открывание и закрывание цветков и др.

Инфракрасные лучи — источник тепловой энергии. Терморегуляция холоднокровных животных (беспозвоночных, низших позвоночных).

Температура влияет на скорость биохимических процессов в организме. Диапазон температур для жизнедеятельности большинства организмов от 0–4 °С до 50 °С. Отдельные виды бактерий и синезеленых водорослей могут обитать в горячих источниках при температуре 80–90 °С. Полярные воды с температурой от 0 °С до –2 °С населены беспозвоночными, рыбами, водорослями.

По способности к поддержанию температуры тела животные делятся на *холоднокровных* (пойкилотермных) и *теплокровных* (гомойотермных).

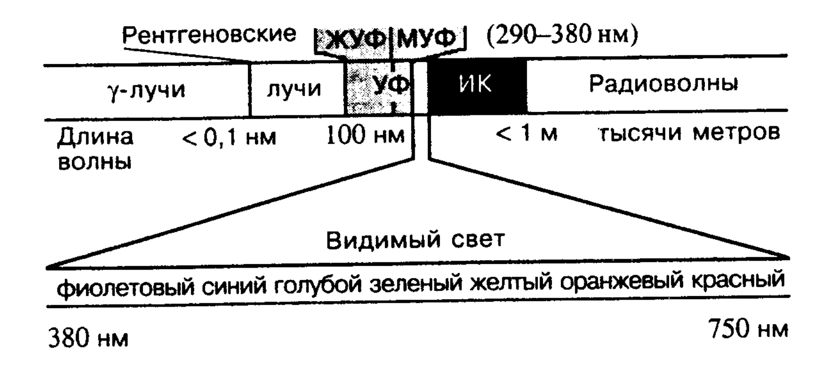


Рис. 59. Длины волн солнечного излучения (ЖУФ — жесткий ультрафиолет; УФ — ультрафиолет; ИК — инфракрасное излучение)

Теплокровные (гомойотермные) — это птицы и млекопитающие. Температура тела у них постоянна, не зависит от окружающей среды. Имеют приспособления в строении (перьевой покров, шерсть, подкожный жировой слой и др.) и приспособления в обмене веществ (интенсивность окисления, «двойное» дыхание у птиц, бурый жир у млекопитающих и др.).

Холоднокровные (пойкилотермные) — это большинство организмов: все типы беспозвоночных и часть позвоночных (рыбы, амфибии, пресмыкающиеся). Температура их тела зависит от окружающей среды, она может повышаться во время высокой мышечной активности.

Приспособления к переживанию неблагоприятных температур:

а) зимняя спячка (зимний сон) — перенесение зимнего периода;
б) анабиоз — временное состояние, при котором все жизненные процессы замедлены до минимума и отсутствуют все видимые признаки жизни (наблюдается у холоднокровных зимой и в жаркое время года);
в) морозостойкость — способность переносить низкие отрицательные температуры;
г) зимний покой — свойство многолетних растений: отмирание надземных частей растения, опадание листьев;
д) летний покой — характерен для раннецветущих растений пустынь и полупустынь (тюльпан, крокус и др.).

Влажность — основной компонент в составе живых организмов. Недостаток влаги приводит к возникновению различных приспособлений у растений и животных.

По приспособленности к местообитанию в различных условиях увлажнения растения делятся на:

гигрофиты — растения влажных мест обитания (калужница болотная, папирус, рис, папоротники, орхидные). Избыточная влага выделяется с помощью водяных устьиц — *гидатод*;

мезофиты — растения, приспособленные к жизни в условиях умеренного увлажнения. В основном это растения луга и леса. К мезофитам относятся эфемеры и эфемероиды, т. к., будучи обитателями пустынных областей, они заканчивают вегетационный период весной. Засушливое время они переживают в виде семян (эфемеры), корневищ и луковиц (эфемероиды);

ксерофиты — растения сухих мест обитания, способные переносить недостаток влаги. Они имеют приспособления, уменьшающие потерю воды или позволяющие добывать воду. У верблюжьей колючки корень достигает глубины 15 м. Коровяк имеет сильное опушение листьев. Толстая кутикула, запасание воды — у кактуса.

Приспособления у животных:

а) плотные покровы (хитин, чешуя): выделяются нерастворимые продукты (мочевая кислота, гуанин), происходит экономия воды;
б) горб верблюда, подкожный жир грызунов обеспечивают образование воды за счет гидролиза жира.

Кислород. Для большинства живых организмов кислород жизненно необходим. Кислород является конечным акцептором электронов в дыхательной цепи. В бескислородной среде могут развиваться только анаэробные бактерии и эндопаразиты. Кислород в атмосфере образовался путем оксигенного фотосинтеза. Поглощение кислорода из внешней среды происходит через всю поверхность тела (простейшие, черви), с помощью органов дыхания (трахеи, жабры, легкие). Кислород химически связывается и переносится по организму специальными пигментами крови — гемоглобином (позвоночные), гемоцианином (моллюски, ракообразные).

При недостатке кислорода в среде у организмов выработались соответствующие приспособления: повышенная кислородная емкость крови, большой объем легких, более частые и глубокие дыхательные движения.

II. Биотические факторы — это факторы, воздействующие на организм со стороны других живых существ. К биотическим факторам среды относятся конкуренция, хищничество, симбиоз (различные виды).

Конкуренция — это взаимоотношения между особями или популяциями одного вида (внутривидовая) или разных видов (межвидовая), борющихся за одни и те же ресурсы (питание, свет и др.). Конкуренция оказывает отрицательное влияние на ее участников.

Закон (принцип) конкурентного исключения (принцип Гаузе) был сформулирован российским ученым Г. Ф. Гаузе в 1934 г. и доказан в опытах на инфузориях-туфельках *(Paramecium)*. Ученый наблюдал изменение численности в одновидовых и двухвидовых культурах. Пищей служили бактерии и дрожжи, добавляемые порциями. Если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, то более сильный конкурент вытеснит более слабого. Более сильный конкурент обладает большей скоростью роста и размножения. *Совместное обитание близкородственных видов возможно, если они занимают разные экологические ниши.*

Экологическая ниша — это комплекс факторов, которые требуются для существования вида, в том числе связи с другими видами в сообществе.

Примеры. 1. В опытах Г. Ф. Гаузе в течение длительного времени могли существовать только те виды, которые имели разные «пищевые» ниши и питались либо бактериями, либо дрожжами.

2. Трофические линии у пустынных видов муравьев. В одном местообитании выделяют три группы муравьев по типу питания: карпофаги питаются семенами, зоофаги — живыми насекомыми, некрофаги — останками животных.

Выделяют три основных способа разделения экологических ниш: в пространстве, во времени, по ресурсам. Эти способы могут сочетаться. В результате конкуренции может быть вытеснение одного вида другим, разная экологическая специализация видов.

Значение конкуренции: конкурентные взаимоотношения формируют видовой состав сообщества, распределение видов в пространстве, численность видов.

Хищничество — это форма взаимоотношений, когда организм одного вида использует организм другого вида в качестве источника пищи (ловит, убивает, поедает). Взаимоотношения хищник—жертва широко распространены в природе. Хищники встречаются в животном царстве (птицы, рыбы, рептилии, млекопитающие), среди царства грибов и растений (росянка, жирянка, венерина мухоловка и др.). Каннибализм (форма хищничества) — поедание особей своего вида. Каннибализм встречается у хищных рыб, насекомых, паукообразных.

Хищничество служит механизмом регуляции численности популяций: в природе хищники уничтожают наиболее ослабленных, больных особей.

Симбиоз (от греч. *simbiosis* — совместная жизнь) — это различные формы совместного существования (сожительства) организмов.

Симбиоз может существовать на основе различных типов взаимоотношений:

трофических (питание одного за счет фотосинтеза другого, использование остатков пищи другим партнером);

пространственных (совместное использование нор, муравейников, поселение на поверхности тела).

Симбиоз бывает *факультативным (необязательным)* и *облигатным (обязательным)*. Например, облигатный симбиоз: лишайник (гриб и водоросль), микориза (гриб и растение); факультативный симбиоз — сотрапезничество (гиены и львы).

Выделяют несколько типов симбиоза: а) комменсализм: нахлебничество, квартиранство; б) паразитизм и полупаразитизм; в) мутуализм.

Комменсализм — это такой тип симбиотических отношений, когда деятельность одного вида организмов доставляет пищу или убежище другому виду (комменсалу); при этом комменсалы односторонне используют другой вид, не принося ему выгоды или заметного вреда. Комменсализм может быть основан на потреблении остатков пищи хозяев — *нахлебничество*. Например, взаимоотношение гиен и львов, рыб-прилипал и акул.

Комменсализм, при котором один вид использует другой как субстрат для обитания или транспорта, называется *квартиранством* (синойкией). Выгоду получает один вид, другому это безразлично. Например, мальки некоторых рыб прячутся в полости органов дыхания голотурий; в муравейниках, термитниках, норах грызунов поселяются многие виды членистоногих, грибов, используя как убежище или местообитание; в растительном царстве растения-эпифиты поселяются на деревьях, которые служат местом прикрепления, питания, фотосинтеза (например, лишайники).

Паразитизм — форма взаимоотношений между организмами разных видов, при котором один организм (паразит) использует другой (хозяина) в качестве постоянной или временной среды обитания, источника пищи.

Паразиты бывают *постоянные* и *временные*. Постоянные паразиты не могут существовать во внешней среде вне хозяина (аскарида, бычий цепень, вши). Временные паразиты находятся на хозяине временно,

для питания (комары, клещи, клопы и др.). Паразитов подразделяют на *экто-* и *эндопаразитов*. *Эктопаразиты* живут на теле хозяина (вши, клещи, блохи). *Эндопаразиты* обитают в полостях или внутри тела хозяина (малярийный плазмодий, эхинококк, аскарида, острица, трихинелла и др.).

В теле паразитов могут обитать собственные паразиты — это *сверхпаразитизм*.

Для паразитов характерна редукция некоторых систем органов, например пищеварительной у ленточных червей, многих органов чувств у аскарид и др. В то же время развиты приспособления для удержания в теле хозяина: колюще-сосущий ротовой аппарат, присоски, крючья и др. Паразитизм широко распространен среди живых существ.

Примеры. 1. Бактерии — паразиты, грибы. 2. Животные — весь тип Споровики (подцарство Простейшие); класс Сосальщики, Ленточные из типа Плоских червей; тип Членистоногие (вши, блохи и др.). 3. Цветковые растения паразиты и полупаразиты — характеризуются редуцированными корнями, отсутствием способности к фотосинтезу (петров крест, заразиха). Растения-*полупаразиты* способны к самостоятельному фотосинтезу, но растворы минеральных солей берут из ксилемного сока растения-хозяина (погремок, омела белая, марьянник дубравный).

Мутуализм (от лат. *mutuus* — взаимный) — формы облигатного, взаимовыгодного сожительства двух видов.

Примеры. 1. Клубеньки на корнях высших растений, образованные в результате взаимодействия с бактериями рода Ризобиум. 2. Микориза (грибокорень). 3. Лишайники. 4. Симбиотические бактерии, инфузории, одноклеточные жгутиковые, которые помогают животному-хозяину перерабатывать растительную пищу, вырабатывая фермент для расщепления клетчатки. 5. В телах некоторых «прозрачных» животных поселяются микроводоросли; например, полипы образуют симбиоз с водорослями зооксантеллами.

III. Антропогенные факторы — это различные формы деятельности человека, оказывающие воздействие на живые организмы и компоненты окружающей среды.

Деятельность человека приводит в основном к отрицательным последствиям для живой природы. Это разрушение естественных биотопов (вырубка лесов, осушение болот, строительство плотин и др.), сокращение ареалов видов и численности видов ряда животных, загрязнение окружающей среды (атмосферы, гидросферы, литосферы).

Загрязняющие вещества — это вещества, скапливающиеся в окружающей среде в концентрациях, нехарактерных для данной местности, и приводящие к нарушениям в жизнедеятельности живых организмов.

Выделяют различные группы загрязняющих веществ: по химической природе (органические вещества, тяжелые металлы и др.); по степени токсичности; по мутагенному эффекту.

Эти вещества могут вызывать гибель организмов и приводить к возникновению мутаций. Результатом может стать необратимое нарушение экологического равновесия, гибель экосистем или экологическая катастрофа.

Закономерность действия экологических факторов на организм

Различные факторы оказывают разное влияние на организм: одни факторы — сильное влияние, другие — более слабое; но можно выявить общую схему действия экологических факторов (рис. 60).

Диапазон устойчивости, или *толерантности* — это предельные (минимальные и максимальные) значения фактора, между которыми организм может выжить. *Оптимум* (находится в средней части диапазона) — это такие условия, в которых особи данного вида имеют наилучшие показатели жизнедеятельности.

Чаще говорят о зоне оптимума и при недостатке или избытке экологического фактора выявляют зону пессимума или стресса. За пределами зоны выживания находятся *летальные* (смертельные) значения фактора.

Такая закономерность реакции организмов на воздействие экологических факторов — важный экологический принцип: для каждого вида животных или растений существует оптимум, зона угнетения и пределы выносливости по отношению к каждому фактору среды.

В зависимости от ширины диапазона устойчивости к определенным факторам среды организмы делятся на *эврибионтные* и *стенобионтные*. *Экологическая пластичность* — это способность организмов адаптироваться к изменениям факторов среды.

Эврибионтные виды экологически более пластичны, способны выживать и оставлять потомство при изменении условий, имеют широкие ареалы распространения.

Лимитирующий фактор — это фактор, уровень которого приближается к пределам толерантности или выходит за него. Лимитирующий фактор сильнее всего влияет на популяцию, делая ее существование невозможным, несмотря на самое благоприятное сочетание остальных факторов.

Понятие о «лимитирующих факторах» было введено в 1849 г. химиком Ю. Либихом. Либих изучал влияние на рост растений различных химических элементов почвы. Веществом, находящимся в минимуме, управляется «урожай». Принцип известен как *правило минимума Либиха*. Иллюстрация — «бочка Либиха»:

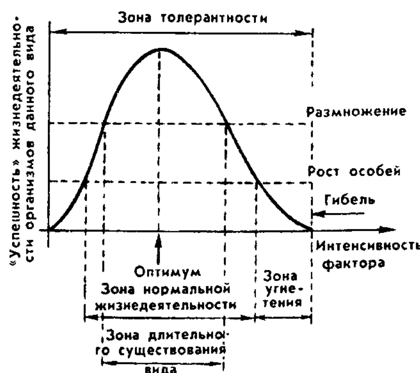


Рис. 60. Схема зависимости между жизнедеятельностью вида и интенсивностью фактора среды. (Вид может длительно существовать лишь в той части зоны толерантности, где возможно размножение)

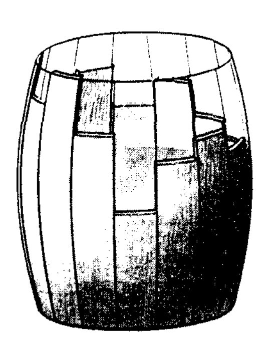


Рис. 61. «Бочка Либиха». Иллюстрация «правила минимума». Вода может быть налита лишь до уровня самой короткой доски, высота ее служит «лимитирующим фактором» для количества воды, которое можно налить в бочку

выше отломанной доски воду не нальешь, длина доски — лимитирующий фактор (рис. 61).

Экологические факторы действуют на организм совместно в одно и то же время. Действие одного фактора зависит от влияния других, происходит взаимодействие факторов, например, скорость транспирации (испарения воды) выше при высокой температуре и при ветреной погоде. Комплекс факторов, которые требуются для существования вида, включая его связи с другими видами в сообществе, называется *экологической нишей*.

Экология популяций

Популяция — это группа особей одного вида, живущих на определенной территории (части ареала), способных свободно скрещиваться между собой и с особями других популяций этого вида.

Популяции обитают в определенных экологических условиях. Для экологического описания любой популяции необходимы следующие характеристики популяции: ареал популяции; численность популяции; плотность популяции; половой и возрастной состав; динамика популяции (изменения численности под действием различных факторов).

Ареал популяции — это территория или акватория, на которой обитает популяция.

Размеры ареалов различны для разных видов. *Виды-космополиты* встречаются на большей части обитаемых областей Земли, например подорожник большой, пастушья сумка, виды ряски, рдест; среди животных — комнатная муха, городской воробей, серая крыса и др. *Эндемичные виды* обитают в определенных местностях, имеют незначительный ареал, например реликтовые (исчезающие) растения — гинкго, метасеквойя; животные — утконос, ехидна, кистеперая рыба латимерия.

Численность популяции — общее количество особей в популяции. Численность характеризуется широким диапазоном изменчивости, но не может быть меньше определенной величины, иначе особи не смогут встречаться и оставлять потомство.

Плотность популяции — это число особей на единицу площади или объема. Может регулироваться поведенческими и физиологическими реакциями. Например, у мышевидных грызунов в результате стресса при перенаселении происходит гибель эмбрионов.

Половой состав — это соотношение мужских и женских особей в популяции. В соответствии с генетическими механизмами определения пола соотношение полов составляет 1 : 1, однако соотношение полов может из-

меняться. Например: в популяции человека при рождении — 106 мальчиков : 100 девочек; к 16–18 годам — 100 мальчиков : 100 девочек; к 50 годам — 85 мужчин : 100 женщин, к 80 годам — 50 мужчин : 100 женщин.

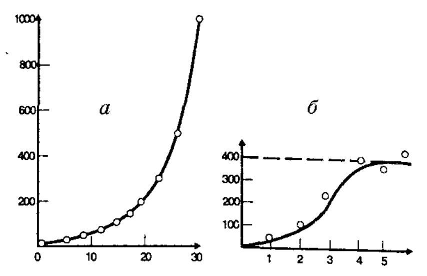


Рис. 62. Экспоненциальная (теоретическая) (*а*) и логическая (реальная) (*б*) кривые роста популяций

Популяции партеногенетических видов дафний, тлей и др. имеют другую половую структуру популяции — весной популяция представлена только самками, осенью — самками и самцами.

У животных-гермафродитов (печеночный сосальщик и др.) половая структура популяции не определяется.

Возрастной состав — это соотношение различных возрастных групп в популяции. Значение возрастного состава популяции позволяет оценить способность популяции к воспроизводству. Чем больше возрастных групп, тем устойчивее популяция.

Динамика популяций — это характер изменения численности популяции в зависимости от факторов внешней среды. В идеальных условиях численность любой популяции будет расти в геометрической прогрессии (рис. 62). Такой рост численности называется *экспоненциальным*. Графически это отражается в виде экспоненциальной кривой. В реальных условиях такой рост наблюдается очень редко (например, вспышки численности саранчи и других насекомых). По мере роста популяции происходит снижение скорости прироста ее численности. Такой тип роста называется *логистическим*.

Изменение численности популяции зависит от ряда процессов: рождаемости, смертности, миграции, поведенческих факторов. Факторы, регулирующие численность популяции, делят на две группы: не зависящие от плотности популяции (абиотические) и зависящие от плотности популяции (конкуренция, хищничество и др.).

Известно три типа зависимости роста численности от плотности:

1. Скорость роста популяции уменьшается по мере увеличения ее плотности (например, у слонов, синиц).
2. Темп роста популяции максимален при средней, а не высокой плотности (например, виды, живущие стаями, стадами или колониями).
3. Темп роста популяции не изменяется, пока она не достигнет высокой плотности, затем резко падает (например, лемминги).

Экологическая характеристика вида

Вид — это система популяций, способных к скрещиванию, с образованием плодовитого потомства, занимающих определенный ареал. Все экологические характеристики популяций данного вида являются также характеристикой вида в целом.

Биогеоценоз

Термин «биогеоценоз» (от греч. *bios* — жизнь, *geo* — земля, *koinos* — общий) был предложен в 1942 г. русским ботаником В. Н. Сукачевым.

Биогеоценоз — это комплекс живых организмов *(биоценоз)* и условия абиотической среды вместе с занимаемой территорией *(биотоп)*. Одновременно английский ботаник А. Тенсли предложил термин «экосистема».

Экосистема — это совокупность совместно обитающих организмов и абиотических факторов, функционирующих как единое целое. Экосистема — более широкое понятие, не имеющее определенных масштабов. Экосистемой можно назвать населенные живыми организмами аквариум, каплю воды, горный хребет, биосферу в целом.

Биогеоценоз — частный случай экосистемы. Граница биогеоценоза определяется растительным сообществом — *фитоценозом* (хвойные леса, березовые рощи и др.). Любой биогеоценоз имеет структуру и закономерности функционирования.

Структура биогеоценоза

1. *Абиотические факторы* — энергия, световая или окисления химических веществ, минеральные и органические вещества и др.
2. *Продуценты* (производители) — организмы, образующие органические вещества, которые используются другими членами биогеоценоза (зеленые растения, фотосинтезирующие бактерии, хемосинтезирующие бактерии).
3. *Консументы* (потребители) — организмы, которые живут за счет питательных веществ, образованных продуцентами. Консументы первого порядка — растительноядные животные. Консументы второго и следующих порядков — хищники и паразиты.
4. *Редуценты* (разрушители органического вещества) — организмы, разлагающие мертвое органическое вещество до минеральных солей и углекислого газа. К ним относятся бактерии, грибы, дождевые черви и др.

В биоценозе в результате поедания одних организмов другими образуются пищевые цепи. Некоторые организмы используют различные источники питания, пищевые цепи переплетаются и образуют *пищевую* (трофическую) *сеть*.

Существует два основных типа пищевых цепей:

пастбищные (цепи выедания или цепи потребления). Пастбищные цепи начинаются с продуцентов:
клевер → кролик → волк,
водоросли (фитопланктон) → зоопланктон → плотва → щука → скопа;
детритные (цепи разложения). Детритные цепи начинаются от растительных и животных остатков, экскрементов животных — детрита, идут к микроорганизмам, мелким животным — детритофагам, их потребителям — хищникам. Детритные цепи наиболее распространены в лесах: листовая подстилка → дождевой червь → черный дрозд → ястреб-перепелятник.

Все компоненты пищевых цепей или сетей распределяются на трофические уровни.

Первый трофический уровень — зеленые растения, фото- и хемосинтезирующие растения.
Второй трофический уровень — растительноядные животные, паразитические растения.
Третий трофический уровень — плотоядные животные: мелкие хищники первого порядка и их паразиты.
Четвертый трофический уровень — крупные хищники и их паразиты.
Пятый трофический уровень — редуценты, потребляющие мертвое органическое вещество: беспозвоночные, простейшие, грибы, бактерии.

Закономерность цепей питания: на каждом последующем трофическом уровне используется 5—15 % (в среднем — 10 %) энергии биомассы, которая превращается в новосинтезирующиеся органические вещества. Цепи питания не могут быть длинными и состоят не более чем из четырех — шести пищевых уровней. На основании этой закономерности существуют *правила экологической пирамиды*.

Типы экологических пирамид

1. Пирамиды численности — число особей на каждом уровне пищевой цепи.
2. Пирамиды биомассы — соотношение органического вещества.
3. Пирамиды энергии — количество вещества в пище на каждом трофическом уровне.

Показатели функционирования экосистемы

Биомасса — суммарная масса особей сообщества, произведенная за единицу времени и отнесенная к единице площади или объема среды обитания.

Продукция — это суммарная биомасса, образованная за определенное время.

Биомасса живого вещества Земли — около 2000 млрд т. Биомасса наземных зеленых растений — 90 %, 10 % — гетеротрофные организмы.

Можно выделить следующие особенности функционирования биогеоценозов:

1. *Целостность* — все живые существа и их среда связаны потоками вещества и энергии в единое целое.
2. *Самовоспроизводство* — воссоздание организмов и их среды обитания. Самовоспроизводство является следствием целостности биогеоценозов.
3. *Устойчивость* — способность сохранять равновесие между организмами и средой. Является результатом адаптации организмов, их совместной эволюцией.

4. *Саморегуляция* — способность автоматически устанавливать и поддерживать необходимые уровни численности различных популяций и видов (хищник—жертва, паразит—хозяин и др.).
5. *Способность к развитию в ходе сукцессии.* Закономерная смена биогеоценозов называется *сукцессией*. Различают *первичную* и *вторичную* сукцессии.

Первичная сукцессия начинается на ранее безжизненном месте: песчаной дюне, скале, застывших лавовых потоках и др. Заселение начинается с бактерий, цианобактерий, лишайников. Формируются почва и микроклимат. Такая смена экосистемы длится тысячи лет. *Вторичная сукцессия* развивается на месте ранее существовавших биогеоценозов.

В ходе сукцессии происходит:

1. Смена видов организмов.
2. Повышение видового разнообразия.
3. Накопление органического вещества и гумуса.
4. Повышение энергии, затраченной сообществами.

Агроценозы

Агроценозы — это экосистемы, которые формируются в результате хозяйственной деятельности человека. Агроценоз — это сообщество организмов, обитающих на землях сельскохозяйственного пользования, занятых посевами или посадками культурных растений. Агроценозами являются поля, огороды, сады, парки, цветники, искусственно создаваемые человеком водоемы.

Как любая экосистема, агроценоз имеет определенный состав организмов и определенные взаимоотношения между ними. В агроценозе складываются сходные пищевые цепи, что и в природной экосистеме: продуценты—консументы—редуценты.

Обязательное звено агроценоза — это человек, создающий эту систему, использующий урожай.

Особенности агроценозов как экосистем:

1. В природной экосистеме действует естественный отбор, направленный на взаимоприспособленность и устойчивость. В агроценозах — искусственный отбор, направленный на повышение урожайности. Устойчивость агроценозов низкая.
2. Природные экосистемы способны к саморегуляции. Агроценозы не могут саморегулироваться и самовозобновляться. Агроценоз существует один-два года.
3. Агроценоз характеризуется низким видовым разнообразием по сравнению с природной экосистемой.
4. В агроценоз человеком постоянно вносится энергия и биогенные элементы (K, P, N и др.) в виде удобрений, средств защиты растений (гербицидов, инсектицидов и др.).
5. Круговорот питательных элементов в агроценозе изменен, т. к. человек постоянно изымает их с урожаем.

Агроценозы занимают около 10 % поверхности суши (1,2 млрд га) и дают человечеству около 90 % пищевой энергии.

Биосфера

Совокупность всех биогеоценозов планеты составляет биосферу. Представление о биосфере как о живой оболочке планеты было сформулировано еще Ж. Б. Ламарком (автором первой эволюционной теории). Термин «биосфера» (от греч. *bios* — жизнь, *sphdira* — шар) был предложен австрийским геологом Э. Зюссом (1875 г.).

Учение о биосфере разработал русский геохимик, академик В. И. Вернадский (1863—1945). *Биосфера* — это оболочка Земли, состав, структура, энергетика которой обусловлены прошлой и современной деятельностью живых организмов.

Биосфера включает в себя три основных оболочки Земли: *атмосферу, гидросферу, литосферу.*

Атмосфера — газовая оболочка Земли — состоит из смеси газов. Атмосфера подразделяется на: тропосферу, или нижнюю часть атмосферы высотой до 20 км; стратосферу, до 100 км; ионосферу, выше 100 км.

Заселена живыми организмами только тропосфера. Верхняя граница жизни проходит на высоте 20 км. На высоте 15–35 км свободный кислород O_2 превращается в озон O_3, который отражает жесткое ультрафиолетовое излучение, опасное для живых организмов.

Гидросфера — водная оболочка Земли, совокупность вод океанов, морей, рек, озер, ледяных покровов планеты. 71 % поверхности земного шара занят Мировым океаном. Средняя глубина океана составляет 3,8 км, максимальная глубина — 11,034 км (Марианская впадина). Водная оболочка заселена живыми организмами по всей толщине. Это:

бентос — организмы, обитающие на дне. Фитобентос — красные, бурые и зеленые водоросли, зообентос — моллюски, черви, ракообразные и др.;
планктон — обитатели толщи воды, не способные самостоятельно перемещаться на значительные расстояния. Фитопланктон — одноклеточные водоросли (зеленые, синезеленые водоросли, диатомовые и др.), зоопланктон — простейшие, мелкие ракообразные, беспозвоночные, личинки рыб;
нектон — организмы, способные активно перемещаться в толще воды на значительные расстояния (рыбы, кальмары, китообразные и др.).

Литосфера — внешняя твердая оболочка Земли. В ней различают три слоя: верхний слой — *осадочный*, средний слой — *гранитный*, нижний слой — *базальтовый.*

Толщина слоев неравномерная, в некоторых местах гранит выходит на поверхность. Живое вещество находится в литосфере в верхних нескольких десятках метров. Неактивные жизненные формы (цисты, споры бактерий), нефтебактерии могут находиться на глубине до 4 км. Наибольшая плотность живого вещества — в почве.

Согласно учению В. И. Вернадского, биосфера охватывает все части геологических оболочек, которые подверглись воздействию живых организмов. Среди этих оболочек распределены *основные типы вещества в биосфере*:

живое вещество — совокупность всех живых организмов (микроорганизмы, грибы, растения, животные);

биогенное вещество — вещество, создаваемое живыми организмами в результате их жизнедеятельности (газ, нефть, каменный уголь, известняк и др.);

косное вещество — вещество неживой природы, формирующееся без участия живых организмов (вулканические породы, метеориты и др.);

биокосное вещество — создается при взаимодействии живого и неживого вещества (почвы).

Живое вещество и его функции

Живое вещество в пределах биосферы распределено неравномерно. Жизнь сосредоточена на границе литосферы, гидросферы, атмосферы. Биомасса организмов суши в основном состоит из растений — 90 %, животные, грибы и микроорганизмы составляют 10 %.

Биомасса организмов океана на 93,7 % состоит из животных и микроорганизмов, растения составляют 6,3 %.

Живое вещество сосредоточено в основном в зеленых растениях суши. Их биомасса на четыре порядка больше, чем фотосинтезирующих организмов гидросферы.

Выделяют четыре основные функции живого вещества.

Энергетическая функция заключается в преобразовании живым веществом солнечной энергии в энергию химических связей и передаче ее по трофическим цепям. В основе этой функции лежит фотосинтез у зеленых растений.

Газовая функция осуществляется зелеными растениями, которые в процессе фотосинтеза выделяют кислород; растениями, животными, микроорганизмами, выделяющими при дыхании углекислый газ, и бактериями, восстанавливающими азот, сероводород. Около 2 млрд лет назад, с появлением оксигенного фотосинтеза началось накопление свободного кислорода, формирование озонового экрана. Эти процессы создали современную атмосферу Земли: кислород — 21 %, углекислый газ — 0,03 %, азот — 80 %, а также метан, сероводород и другие газы биогенного происхождения.

Концентрационная функция — состоит в способности живых организмов накапливать разные химические элементы в виде органических и неорганических соединений из внешней среды. Существуют виды организмов, являющиеся специфическими концентраторами химических элементов. В таких организмах содержание некоторых элементов в сотни и тысячи раз выше, чем в окружающей среде. Бурые водоросли накапливают йод, диатомовые водоросли и злаки — кремний, фиалки — цинк, фораминиферы, моллюски — кальций. В живых организмах содержится большое количество углерода, азота и других биогенных элементов. В результате деятельности живого вещества образовались залежи известняка, железных руд, нефти, каменного угля и др.

Окислительно-восстановительная функция заключается в химических превращениях веществ в живых организмах. Эта функция тесно связана с газовой. Цепь окислительно-восстановительных реакций происходит при фотосинтезе, хемосинтезе, дыхании. Эти реакции лежат в основе всего метаболизма (пластического и энергетического обмена).

Круговорот химических элементов в биосфере

Круговорот веществ — это повторяющийся процесс превращения и перемещения веществ в природе, имеющий циклический характер.

В круговороте веществ принимают участие все живые организмы, поглощающие одни вещества и выделяющие другие. Например, весь атмосферный кислород (O_2) проходит через живое вещество за 2000 лет, весь углекислый газ (CO_2) — за 200—300 лет.

Биогеохимический цикл — это непрерывная циркуляция химических элементов в биосфере по более или менее замкнутым путям. Этот термин был введен академиком В. И. Вернадским в начале XX в.

Круговорот углерода

Циркуляция углерода в значительной степени зависит от деятельности живого вещества. Углерод — обязательный химический элемент органических веществ всех классов. Огромная роль в круговороте углерода принадлежит зеленым растениям. В ходе фотосинтеза происходит ассимиляция CO_2 и образование углеводов. При дыхании всех живых организмов происходит обратный процесс: углерод органических соединений превращается в CO_2. Основные процессы — фотосинтез и дыхание — обеспечивают циркуляцию углерода. Круговорот углерода зависит как от биохимических, так и от физических процессов.

Круговорот азота

Азот входит в состав аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, АТФ. Подавляющее большинство живых организмов не могут использовать атмосферный азот, составляющий 80 % атмосферы. Фиксация азота и превращение его в доступную форму происходит за счет деятельности почвенных азотфиксирующих бактерий и цианобактерий. Азот может поступать из атмосферы в виде NO, NO_2, образуясь под действием молний. При разложении органических остатков под действием микроорганизмов образуется аммиак. Аммиак может усваиваться растениями, но большая часть его превращается в нитриты и нитраты за счет деятельности нитрифицирующих бактерий. Возвращение азота в атмосферу происходит в результате активности денитрифицирующих бактерий.

Деятельность человека. Ноосфера

Ноосфера — особая оболочка Земли, в которой разумная сознательная деятельность человека становится определяющим фактором развития. Понятие ноосферы, как сферы разума, было введено Э. Леруа и П. Тейяром де Шарденом в 1927 г. Учение о ноосфере разработано В. И. Вернадским в 40-х гг. XX в. В работе «Научная мысль как планетарное явление» Вернадский подчеркивал: «Под влиянием научной мысли и человеческого труда биосфера переходит в новое состояние — ноосферу».

Влияние деятельности человека на стабильность биосферы

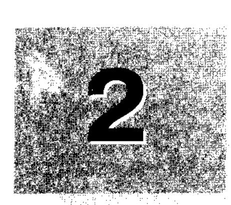
Человек получает из биосферы пищу, воду, строительные, энергетические ресурсы. В результате своей хозяйственной деятельности человек сбрасывает в биосферу промышленные и бытовые отходы. Результатом этого становится истощение природных ресурсов, загрязнение и отравление окружающей среды, разрушение естественных экосистем (лесов, лугов, озер и др.), возникают серьезные экологические проблемы, которые могут нарушить равновесие в биосфере. *Загрязнитель* — это любое вещество, попадающее в атмосферу, почву или природные воды в несвойственных для данной экосистемы концентрациях, что приводит к нарушению биологических (иногда физических и химических) процессов.

Основные экологические проблемы

Рост народонаселения
В настоящее время на Земле живет 6 млрд человек. За последние 40 лет человечество выросло более чем вдвое. К 2025 г. на Земле будет около 9,5 млрд человек. Рост населения требует расширения промышленного производства. Нагрузка на окружающую среду увеличивается.
Парниковый эффект и изменения климата
Загрязнение атмосферы приводит к так называемому «парниковому эффекту». Падающие на Землю лучи согревают ее поверхность и рассеиваются в атмосфере. Повышение концентрации CO_2, связанное с ростом промышленности, транспорта, приводит к задержанию теплового излучения у поверхности Земли, что ведет к постепенному повышению среднегодовых температур. В ближайшие 50 лет среднегодовое повышение температуры приведет к таянию ледников и повышению уровня Мирового океана на 0,5–1,5 м. За счет газов антропогенного происхождения образуются кислотные дожди и смог.
Смог — смесь газов, образующихся при загрязнении выхлопами и промышленными выбросами под действием света в нижних слоях атмосферы (особенно УФ-излучение). Под действием света в загрязненном воздухе образуются различные токсические вещества, вредные для здоровья людей и живых организмов.

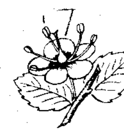
«Озоновые дыры» — это разрушения в озоновом слое атмосферы. Озон (O_3) защищает все живое от губительного действия коротковолнового УФ-излучения. Главная причина разрушения — действие фторхлоруглеродов $CFCl_3$, CF_2Cl_2 (используемых в холодильной промышленности и производстве аэрозолей). Эти соединения разлагаются с образованием атомов хлора, которые катализируют превращение озона в кислород.
Загрязнение природных вод и истощение почвы
Источники загрязнения вод — сбросы промышленных предприятий, смывы с сельхозугодий, в морях — аварии нефтяных танкеров. Загрязнение почв является результатом промышленных сбросов и несовершенства сельского хозяйства.
Сокращение биоразнообразия — это еще одна важная экологическая проблема. В результате расчистки площадей для сельхозугодий, загрязнения среды, вырубки тропических лесов происходит вымирание многих видов животных или их полное уничтожение.

Вопросы о решении экологических проблем ставятся на государственном и международном уровне.



2

БОТАНИКА



Ботаника (от греч. *botane* — растение, трава) — это наука, изучающая строение, жизнедеятельность, распространение растений. Ботаника объединяет ряд наук о растениях: анатомию, морфологию, физиологию, биохимию и др.

Зарождение науки о растениях произошло в Древней Греции. «Отцом ботаники» считают древнегреческого ученого Теофраста. «Отцом современной ботаники» считается шведский натуралист XVIII в. Карл Линней, который разработал систематику и ввел бинарную номенклатуру (двойное название, т. е. род и вид).

Растения — это живые организмы, имеющие следующие особенности:

1. Автотрофный способ питания (в основном).
2. Прикрепляются к субстрату.
3. Неограниченный рост (т. е. рост в течение всей жизни).
4. Сильное расчленение тела для увеличения контакта с внешней средой.
5. Распространяются с помощью спор, плодов, семян.

Строение растительной клетки:

плотная клеточная оболочка, состоящая из целлюлозы (в основном);
наличие пластид: хлоропластов, хромопластов, лейкопластов;
крупная вакуоль с клеточным соком;
отсутствие центриолей и клеточного центра в клетках высших растений и некоторых водорослей;
запасание углеводов в виде крахмала.

Ткани и органы высших растений

Ткань — это группа клеток, имеющих сходное строение, выполняющих одинаковые функции и сходных по происхождению. Ткань может быть простой или сложной.

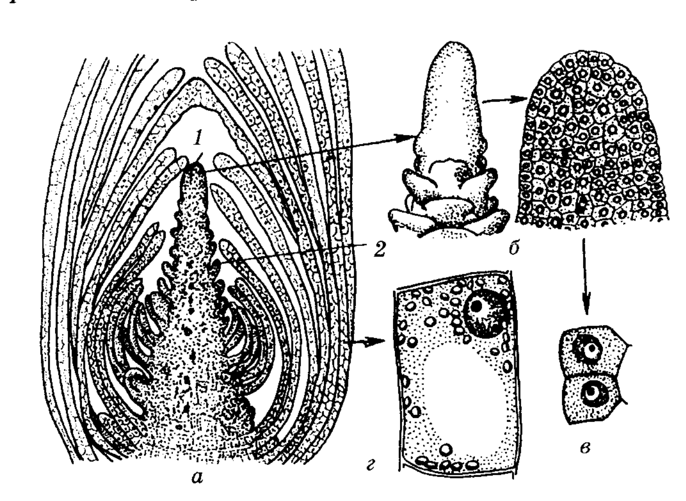


Рис. 63. Верхушечная меристема побега элодеи: *а* — продольный разрез; *б* — внешний вид и продольный разрез конуса нарастания; *в* — клетки первичной меристемы; *г* — паренхимная клетка листа, закончившая дифференцировку. *1* — конус нарастания; *2* — зачаток листа

Простая ткань состоит из клеток одинаковых по форме и функциям (паренхима, склеренхима, колленхима).

Сложная ткань состоит из клеток различных по форме и функциям, но имеющих общее происхождение (ксилема).

Тело высших растений образовано тканями. Из них формируются различные органы растений. В зависимости от основной функции выделяют основные виды тканей: образовательные ткани (меристемы); основные ткани; покровные ткани; выделительные ткани; механические ткани; проводящие ткани.

Образовательные ткани (меристемы) (рис. 63—64).

Функции: деление и дифференцировка.

Характеристика: клетки мелкие, недифференцированные, живые, с тонкой клеточной оболочкой; вакуолей обычно нет, часто делятся митотически, формируют все остальные ткани растений.

По времени возникновения выделяют первичные и вторичные меристемы. Первичные меристемы — меристемы, которые закладываются в теле зародыша. Это зародыш семени, зоны роста стебля в высоту и зона роста корня. Вторичные меристемы — закладываются позднее, обеспечивают рост стебля в толщину (камбий сосудисто-волокнистых пучков и пробковый камбий).

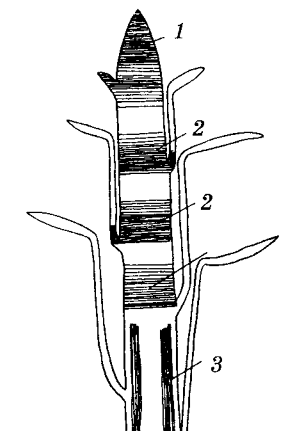


Рис. 64. Схема расположения различных меристем в растении: *1* — верхушечная (апикальная); *2* — интеркалярная (вставочная), *3* — боковая (латеральная)

По расположению выделяют:

верхушечную (апикальную) меристему — в зоне роста корня и конус нарастания побега;

боковые (камбий, перицикл) — обеспечивают рост стеблей и корней в толщину;

вставочные — остаток верхушечной меристемы; расположены в основании междоузлий стебля и молодых листьев и обеспечивают рост междоузлий, образование побегов, листьев, придаточных корней;

раневые — образуют защитный слой (пробку) над местом повреждения тканей.

Основная ткань (паренхима)

Характеристика: клетки крупные, неправильной формы, между ними большие межклетники.

По выполняемым функциям выделяют несколько типов паренхимы:

а) ассимиляционная паренхима: основная функция — фотосинтез; содержит хлоропласты; расположена в листьях и молодых стеблях;

б) запасающая: накопление запасных веществ (белки, жиры, крахмал). Присутствует во всех органах растений, в основном в стеблях, корнях, корнеплодах, клубнях, луковицах, плодах — в листьях меньше. Клетки крупные; специализированная запасающая паренхима семени называется эндоспермом;

в) воздухоносная: основная функция — вентиляция; между клетками очень большие межклетники, связанные с внешней средой через отверстия устьиц и чечевичек;

г) водоносная: способствует удержанию влаги растениями; клетки содержат в вакуолях слизистые вещества, удерживающие воду; хорошо развита у водных растений и у суккулентов (кактусы, алоэ, агавы);

д) всасывающая (эпиблема, называемая также ризодермой, может быть отнесена к первичной покровной ткани корня): клетки эпиблемы несут корневые волоски, с помощью которых происходит поглощение минеральных веществ и воды из почвы; образуется в зоне всасывания корней.

Покровные ткани

Выполняют защитную функцию. Защищают от высыхания, перегрева, поедания животными, заражения бактериями и грибами. Возникли с выходом растений на сушу (начиная с псилофитов в палеозое). Различают:

первичную покровную ткань — *эпидерму*;

вторичную покровную ткань — *перидерму*;

третичную покровную ткань — *корку*, или *ритидом*.

Эпидерма (кожица): клетки живые, плотно прилегают друг к другу, лишены хлоропластов, покрыты кутикулой; сложная ткань состоит из:

эпидермальных клеток — есть лейкопласты, нет хлоропластов (у двудольных — извилистой формы, у однодольных — прямоугольные, рядами);

замыкающих клеток устьиц — имеют бобовидную форму, между ними устьичная щель;

околоустьичных (побочных) клеток;

трихом — различных по форме, строению и функциям выростов клеток эпидермы (волоски, щетинки, чешуйки; наиболее длинные у семян хлопчатника — 5–6 см).

Устьице — это межклетник между двумя замыкающими клетками бобовидной формы. Имеются в основном на листьях, есть на стебле. Обычно расположены на нижней стороне листа, у водных растений — на верхней.

Перидерма — сложная покровная ткань стеблей, корневищ и корней многолетних растений (реже — однолетних). Сменяет эпидерму. Перидерма образуется из меристемы — феллогена. Феллоген закладывается в основной паренхиме под эпидермой. Клетки феллогена делятся: наружу откладывают клетки пробки (мертвые, пропитанные суберином (типа воска), а внутрь — живые паренхимные клетки феллодермы с хлоропластами.

Таким образом, перидерма состоит из феллогена, пробки (феллемы) и феллодермы.

Пробка — состоит из мертвых клеток, клеточная стенка пропитана жироподобным суберином. Клетки имеют прямоугольную форму, плотно прилегают друг к другу, расположены рядами. Пробка сохраняет ткани от потери влаги, проникновения микроорганизмов, образуя «футляр». Для газообмена под устьицем на месте воздухоносной полости феллоген откладывает живые, рыхло расположенные паренхимные клетки (выполняющая ткань), которые разрывают эпидерму и создают возможность газообмена и транспирации с внешней средой. Это образование называется *чечевичкой*. Очень крупные чечевички (до 15 см) образуются у березы (поперечные полоски и черточки).

Корка (*ритидом*) — третичная покровная ткань. Образуется у многолетних растений в корне, стебле, корневище. Каждый год формируются более глубокие слои перидерм, наружные слои и расположенные между ними ткани отмирают. Корка обычно трещиноватая и неровная, в отличие от гладкой перидермы. Корка защищает от механических повреждений, резкой смены температур, проникновения микроорганизмов.

Выделительные ткани

Служат для накопления и выделения веществ из организма растений. Представлены тканями наружной и внутренней секреции. Клетки выделительных тканей по форме обычно паренхимные, тонкостенные. Они долго остаются живыми, выделяя секрет.

Ткани *внутренней секреции* представлены различными образованиями:

клетки-идиобласты — отдельные клетки, содержащие кристаллы оксалата кальция, терпеноиды, слизи;

вместилища выделений — полости в толще других тканей. Имеются *схизогенные вместилища*, которые возникают в виде межклетников, за счет

расхождения живых клеток. Секрет клеток выделяется в полость межклетника (эфирные масла, смолы, слизь) и *лизигенные вместилища*, возникающие в результате распада (лизиса) клеток после накопления секрета в межклетнике (например, эфирные масла у цитрусовых);
смоляные ходы — образуются схизогенно, изнутри выстланы секретирующими клетками. Могут ветвиться, содержат смолу;
млечники — система полостей, пронизывающих все растение. Содержат млечный сок — эмульсию белого, реже — оранжевого цвета (чистотел), содержащую смесь различных веществ (например, каучуконосы, чевел, кок-сагыз).

Выделительные ткани *внешней секреции* (связаны с покровами растения):
железистые волоски — одна или несколько секретирующих клеток (например, герань — эфирные масла, солевыделение);
железки — многоклеточная секретирующая структура, выделяющая эфирные масла;
нектарники — разнообразные структуры, выделяющие нектар: сахаристый сок (раствор сахаров, белков, спиртов, ароматических веществ). Расположены в основном в цветках (на чашелистиках, лепестках, стенках завязи, цветоложе).

Механические ткани

Обеспечивают опорную функцию, придают прочность органам растений (наиболее развиты в стебле). Клетки имеют значительно утолщенные клеточные оболочки.

Различают два типа механических тканей:

1. *Колленхима* — ткань, клетки которой имеют неравномерно утолщенные клеточные стенки. Клетки вытянуты вдоль оси органа; клетки живые, содержат хлоропласты. В подземных органах не встречаются; клеточная стенка состоит из целлюлозы, гемицеллюлозы, пектиновых веществ.

В зависимости от типа утолщения клеточных стенок выделяют два типа колленхимы:

а) уголковая колленхима — клетки имеют форму шестиугольного многогранника. Утолщение оболочки происходит с «уголков» клетки. Встречается в стеблях двудольных растений, в черешках листьев по обеим сторонам крупных жилок листа;

б) пластинчатая колленхима — клетки имеют вид параллелепипеда, утолщенную клеточную оболочку двух граней. Находится в стеблях древесных растений.

2. *Склеренхима* — механическая ткань, состоящая из клеток с одревесневшими и равномерно сильно утолщенными оболочками. Клетки мертвые, оболочки одревесневают, т. е. пропитываются лигнином.

Выделяют основные виды склеренхимы:
склеренхимные волокна — клетки вытянутой формы с заостренными концами, имеют поровые каналы в клеточных стенках. Склеренхимные волокна в древесине (ксилеме) называются древесинными волокнами (либриформ). Склеренхимные волокна в лубе (флоэме) называются лубяными волокнами (камбиформ). Лубяные волокна могут быть и неодревесневшими, прочными и эластичными (например, волокна льна используются в текстильной промышленности);
склереиды — возникают из клеток основной паренхимы в результате утолщения и лигнификации клеточных стенок. Клетки имеют различную форму и встречаются во многих частях растений: *брахисклереиды* (каменистые клетки) — в плодах груши; остеосклереиды имеют расширения на обоих концах (встречаются в листьях чая); астросклереиды (форма звезды) — в листьях камелии и т. д.

Проводящие ткани

Выполняют функцию проведения воды и питательных веществ в теле растений. Обеспечивают восходящий и нисходящий ток растения.

Восходящий ток — это ток минеральных солей, растворенных в воде, идущих от корней по стеблю к листьям. Восходящий ток осуществляется по сосудам и трахеидам ксилемы (древесины).

Нисходящий ток — это ток органических веществ, направленный от листьев к корням по ситовидным элементам флоэмы (луба).

Ксилема и *флоэма* — это сложные ткани, состоящие из трех основных элементов.

Проводящие элементы *ксилемы* (рис. 65):

трахеиды — наиболее древние элементы. Клетки мертвые, вытянутой формы с заостренными концами; имеют одревесневшую клеточную стенку с различной степенью утолщения; имеют поры;

сосуды — полые трубки, состоящие из отдельных члеников. Являются отмершими клетками, расположенными друг над другом; имеют поры и вторичные утолщения.

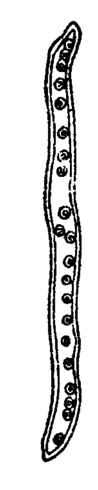


Рис. 65. Трахеиды ксилемы (пористые)

Проводящие элементы *флоэмы*:

ситовидные трубки — клетки живые, расположенные друг над другом (отсутствуют ядра и вакуоль). Контактируют между собой через поперечные перегородки с порами — ситовидные пластинки;

клетки-спутницы — сопутствуют каждому членику ситовидной трубки. Клетки живые, выполняют вспомогательную роль в транспорте органических веществ.

Сосудисто-волокнистые (проводящие) пучки проходят через все органы растений, образуют единую проводящую систему. Состоят из проводящей и механической ткани. Пучки бывают открытыми и закрытыми.

Характеристика проводящих тканей

Проводящая ткань	Направление тока	Основные элементы		
		проводящие	механические	запасающие
Ксилема (древесина)	Восходящий ток	Сосуды (трахеи) и трахеиды — мертвые клетки	Древесинные волокна (либриформ)	Древесинная паренхима
Флоэма (луб)	Нисходящий ток	Ситовидные трубки и клетки-спутницы (живые клетки)	Лубяные волокна (камбиформ)	Лубяная паренхим

Закрытые пучки состоят из ксилемы и флоэмы, камбий между ними отсутствует. Образования новых элементов ксилемы и флоэмы не происходит (нет вторичного утолщения). Закрытые сосудисто-волокнистые пучки встречаются в стеблях и корневищах однодольных растений.

Открытые пучки имеют камбий между флоэмой и ксилемой. Деление клеток камбия обеспечивает вторичное утолщение пучков и всего стебля. Открытые пучки встречаются в осевых органах двудольных и голосеменных растений.

Основные типы сосудисто-волокнистых пучков (по взаимному расположению ксилемы и флоэмы) (рис. 66):

Коллатеральные (открытые и закрытые) — флоэма лежит по одну сторону от ксилемы (наиболее часто встречается).

Биколлатеральный (камбий между наружной флоэмой и ксилемой) — флоэма лежит по обе стороны от ксилемы.

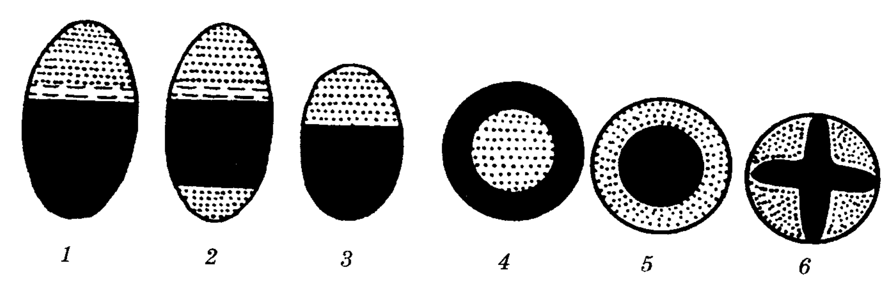


Рис. 66. Схематичное изображение строения различных типов проводящих пучков на поперечном их срезе (ксилема зачерчена, флоэма показана точками, а камбий - продольными штрихами): *1* — открытый коллатеральный; *2* — открытый биколлатеральный; *3* — закрытый коллатеральный; *4* — концентрический закрытый центрофлоэмный; *5* — концентрический закрытый центроксилемный; *6* — закрытый радиальный проводящий пучок

Концентрические (центроксилемные — ксилема в центре, флоэма вокруг: корневища папоротников; центрофлоэмные — флоэма в центре, ксилема вокруг: корневища однодольных).

Радиальные — ксилема расходится лучами от центра, а флоэма располагается между лучами. Число лучей от одного до пяти и более. Характерно для первичного строения молодых корней голосеменных и покрытосеменных.

Ткани образуют органы растения.

Орган — это часть растения, состоящая из тканей и выполняющая специальную функцию. Органы растения делятся на вегетативные и генеративные.

Вегетативные органы — корень, стебель, лист.

Генеративные органы: цветок, семя, плод. Взаимосвязь между органами происходит на основании процессов питания и дыхания.

Вегетативные органы (корень, стебель, листья)

Эти органы осуществляют процессы питания (фотосинтез и минеральное питание), дыхания и газообмена, а также транспорт питательных веществ и вегетативное размножение. Впервые в процессе эволюции органы появляются у высших растений.

Корень — это осевой орган, имеющий цилиндрическую форму и обладающий радиальной симметрией. Способен к росту, пока сохраняется апикальная (верхушечная) меристема.

Морфологическое отличие от побега в том, что на корне никогда не возникают листья; апикальная меристема прикрыта корневым чехлом.

Функции корня: минеральное и водное питание — всасывание воды и минеральных веществ; закрепление растения в почве — «заякоривание»; синтез органических веществ, гормонов; накопление запасных веществ; вегетативное размножение; симбиоз с бактериями-азотфиксаторами (клубеньковые бактерии); симбиоз с грибами (микориза).

С и м б и о з с б а к т е р и я м и - а з о т ф и к с а т о р а м и (рис. 67). На корнях бобовых и ряда других растений образуются клубеньки, в которых поселяются бактерии рода Ризобиум (Rhizobium), или цианобактерии. Эти микроорганизмы усваивают

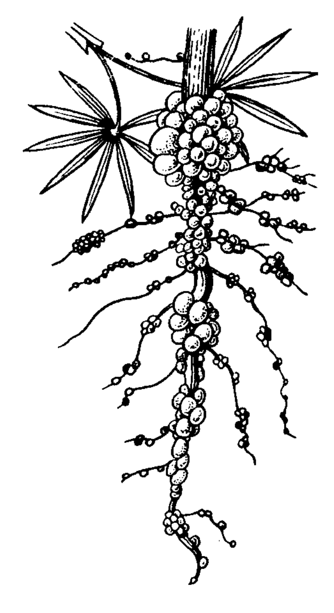


Рис. 67. Клубеньки на корнях люпина

азот из воздуха. Часть азотистых соединений, образовавшихся таким путем, усваивает высшее растение. Бактерия использует вещества, находящиеся в корнях растения. Благодаря этому симбиозу происходит обогащение почвы азотистыми веществами.

Симбиоз с грибами (микориза). Молодые корни часто образуют симбиоз с гифами почвенных грибов — *микоризу* («грибокорень»). Микоризой становится коровая часть в зоне всасывания. Гифы грибов функционально заменяют корневые волоски. Клетки гриба получают часть питательных веществ от растения. Большинство многолетних растений имеют микоризу.

Морфологическое строение корня. Корневая система

Корневая система — это совокупность корней одного растения. Тип корневой системы определяется соотношением роста главного, боковых и придаточных корней.

Главный корень — это первый корень семенного растения, который развивается из зародышевого корешка.

Боковые корни отходят от главного корня (у двудольных и голосеменных). От них отходят боковые корни второго, третьего порядка и т. д.

Стержневая корневая система образована главным и боковыми корнями. Все боковые корни семенных растений закладываются эндогенно (внутри корня предшествующего порядка) и развиваются из перицикла. Стержневая корневая система характерна для двудольных растений.

Мочковатая корневая система — зародышевый корешок живет недолго; главный корень не образуется, вместо него при основании побега образуются придаточные корни, сходные по размеру. Придаточные корни могут ветвиться. Придаточные корни закладываются эндогенно. Мочковатая корневая система характерна для однодольных растений.

Степень развития корневой системы зависит от среды обитания. В лесной зоне на плохо аэрируемых почвах большая часть корневой системы расположена в поверхностном слое (~15–20 см). Наибольшая глубина залегания корней наблюдается у пустынных растений (верблюжья колючка: 18–20 м).

Зоны корня (рис. 68). В корне выделяют четыре зоны: *деления, растяжения, всасывания, проведения*. Кончик корня прикрыт корневым чехликом (отсутствует у корней водных растений).

Корневой чехлик выполняет следующие функции: защищает апикальную меристему; клетки корневого чехлика выделяют слизь на поверхности молодого корня, что снижает трение о почву; контролирует положительный геотропизм (реакция на гравитацию). Водные растения корневого чехлика не имеют.

Зона деления располагается под чехликом и состоит из мелких тонкостенных клеток, постоянно делящихся.

Зона растяжения расположена выше зоны деления. Клетки здесь практически не делятся, но растут в продольном направлении.

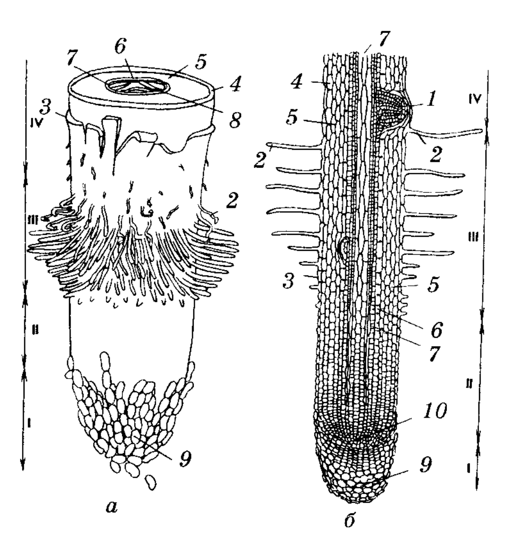


Рис. 68. Главнейшие зоны молодого корня: *а* — общий вид; *б* — продольный разрез верхушки корня. *I* — корневой чехлик; *II* — зона роста и растяжения; *III* — зона корневых волосков (зона всасывания); *IV* — зона проведения. *1* — закладывающийся боковой корень; *2* — корневые волоски на эпиблеме; *3* — эпиблема; *4* — экзодерма; *5* — первичная кора; *6* — эндодерма; *7* — перицикл; *8* — осевой цилиндр; *9* — клетки корневого чехлика; *10* — апикальная меристема

Зоны деления и растяжения объединяют в *зону роста*.

Зона всасывания характеризуется наличием корневых волосков. Покровная ткань — ризодерма, или эпиблема. Клетки этой ткани живые, с тонкостенной оболочкой. Некоторые клетки ризодермы формируют корневые волоски. Ядро клетки корневого волоска находится в кончике выроста, в центре — крупная вакуоль. Функция зоны — всасывание водных растворов минеральных солей.

Зона проведения находится выше зоны всасывания. В этой зоне идет интенсивное ветвление главного корня и появление боковых корней.

Анатомическое строение корня

Первичное строение корня в зоне всасывания можно наблюдать у двудольных растений, у однодольных — в зоне всасывания и проведения.

На поперечном срезе корня выделяют три основные части: покровно-всасывающая ткань (ризодерма, или эпиблема); первичная кора; центральный осевой цилиндр (рис. 69).

Покровно-всасывающая (ризодерма) ткань имеет покровную и всасывающую функции.

Первичная кора развита более мощно, чем центральный осевой цилиндр. В коре выделяют три слоя:

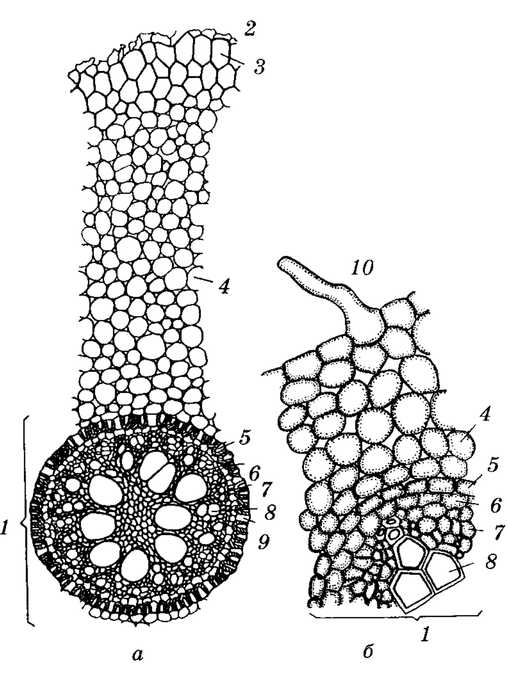


Рис. 69. Поперечный срез корня: *а* — однодольное растение, *б* — двудольное растение. *1* — центральный (осевой) цилиндр, *2* — остатки эпиблемы, *3* — экзодерма, *4* — мезодерма, *5* — эндодерма, *6* — перицикл, *7* — первичная флоэма, *8* — сосуды первичной ксилемы, *9* — пропускные клетки эндодермы, *10* — корневой волосок

1) экзодерма — клетки многоугольные, плотно сомкнуты; клеточные стенки могут пропитываться суберином (опробковение) или лигнином (одревеснение) и выполнять защитную функцию;

2) мезодерма — образует основную часть первичной коры, состоит из паренхимных клеток; может выполнять запасающую функцию и функцию проведения;

3) эндодерма — однорядный слой клеток. Клетки имеют особые утолщения на радиальных клеточных стенках — пояски Каспари. С помощью этих утолщений перекрывается передвижение растворов вдоль клеточных стенок. Толстостенные клетки являются отмирающими, живые — пропускные клетки — единичные клетки с неодревесневшими стенками. Осуществляют связь между первичной корой и осевым цилиндром.

Осевой цилиндр состоит из нескольких слоев клеток:

перицикл является «корнеродным слоем» для образования боковых корней (клетки живые, тонкостенные, расположены в один ряд);

прокамбий — боковая меристема;

сосудисто-волокнистый пучок, состоящий из первичной флоэмы и первичной ксилемы.

Ксилема и флоэма расположены чередующимися лучами из центра. Образуется радиальный проводящий пучок. В отличие от стебля корни не имеют сердцевины.

У однодольных растений строение корня остается без значительных изменений в течение всей жизни растения, у двудольных происходит переход к вторичному строению.

Вторичное строение корня у двудольных растений. Радиальное расположение проводящих тканей сменяется коллатеральным. Это связано с деятельностью камбия, который возникает между лучами ксилемы и флоэмы. Образуется единый слой камбия. К центру камбий откладывает клетки вторичной ксилемы, а к периферии — вторичной флоэмы. Кроме того, клетки камбия образуют широкие радиальные светлые лучи паренхимы между тяжами вторичной проводящей ткани — это первичные *сердцевинные лучи*. Они обеспечивают физиологическую связь центральной части корня с первичной корой. Первичная кора отмирает и сбрасывается. Покровной тканью становится перидерма. Комплекс тканей снаружи от камбия называют *вторичной корой*.

Минеральное питание. Воду и минеральные вещества корень всасывает из почвы с помощью корневых волосков. Вода поступает в корневой волосок за счет осмоса. Затем вода проходит по живым клеткам первичной коры корня и попадает в ксилему центрального осевого цилиндра корня. Минеральные вещества всасываются в ходе пассивного или активного транспорта через клеточную мембрану. В сосудах развивается повышенное осмотическое давление. Корневое давление и транспирация (испарение) обеспечивают движение воды в теле растения.

Важную роль играют капиллярные силы: *когезия* — сила сцепления между молекулами воды и *адгезия* воды к стенкам сосудов.

Для питания растению необходимы:

макроэлементы: азот, сера, фосфор, калий, магний, кальций, железо;

микроэлементы: бор, медь, марганец, кобальт, цинк и др.

Для улучшения урожая вносят удобрения. Удобрения разделяют на органические (торф, навоз и др.) и минеральные (селитра, мочевина и др.).

Видоизменения корней:

Корнеплоды — выполняют запасающую функцию. Возникают как утолщение главного корня (морковь, свекла, репа и др.).

Корнеклубни — запасающие придаточные корни (батат, георгин).

Втягивающие корни — осуществляют погружение в почву (луковичные растения).

Воздушные корни — всасывают воду и минеральные вещества из влажного воздуха (у растений-эпифитов — орхидеи).

Дыхательные корни — поднимаются над поверхностью почвы (у растений болот).

Ходульные корни — у мангровых растений на литорали моря. Укрепляют растения в грунте.

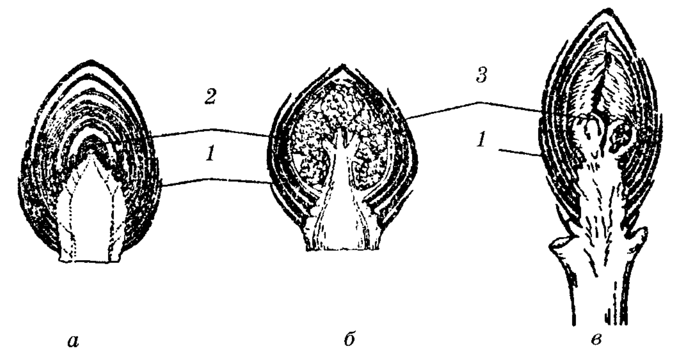


Рис. 70. Строение различных типов почек: *а* — вегетативная почка дуба; *б* — вегетативно-генеративная почка бузины; *в* — генеративная почка вишни. *1* — почечные чешуи; *2* — зачатки листьев; *3* — зачаток цветка

Стебель

Стебель — это осевая часть побега растения, состоящая из узлов и междоузлий. Стебель чаще всего имеет цилиндрическую форму и в поперечном сечении может быть округлым, угловатым, многогранным и др.

Функции стебля: транспорт воды и минеральных веществ из корня в листья, органических веществ из листьев в корень; увеличение поверхности растения путем ветвления; образование листьев и листорасположение; образование цветков; запасание воды и питательных веществ; вегетативное размножение.

Побег — это стебель с листьями и почками. Побег разделен на узлы, в которых расположены листья и междоузлия. Междоузлия бывают укороченные и удлиненные.

Почка — это зачаточный, не развернувшийся побег. Главный побег образуется из верхушечной почки, боковые побеги — из пазушных почек.

Почки бывают *вегетативными, вегетативно-генеративными* и *генеративными* (рис. 70).

Из *вегетативной почки* образуется стебель с листьями и почками.

Вегетативно-генеративная почка образует побег с цветком или соцветием.

Генеративная почка образует одиночный цветок или соцветие.

Ветвление побега

Ветвление побега необходимо для увеличения площади тела растения. Выделяют два типа ветвления побега:

1. *Верхушечное ветвление.* Конус нарастания делится на две части, каждая из которых образует побег. Такое ветвление называется также *дихотомическое* (плауны).

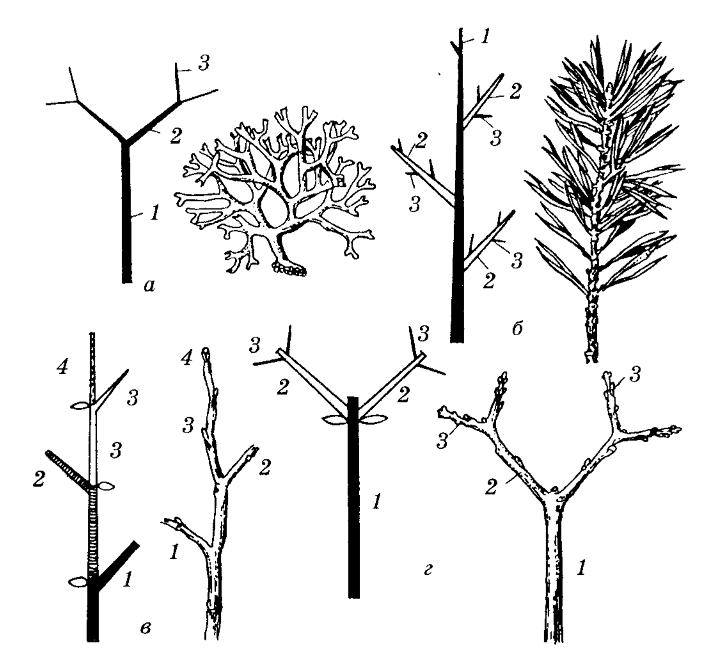


Рис. 71. Типы ветвления: *а* — дихотомическое ветвление (водоросль диктиота); *б* — моноподиальное ветвление (побег сосны); *в* — симподиальное ветвление по типу монохазия (побег черемухи); *г* — симподиальное ветвление по типу дихазия (побег сирени). Цифрами обозначен порядок побега

2. *Боковое ветвление.* Побеги образуются из пазушных почек.

Боковое ветвление бывает трех типов (рис. 71):

1) моноподиальное — конус нарастания сохраняется всю жизнь, обеспечивает рост. Из пазушных почек образуются боковые побеги (ветви). Этот тип характерен для голосеменных (ель, сосна и др.), для некоторых покрытосеменных (дуб, бук и др.);
2) симподиальное — ежегодно верхушечная почка отмирает, а рост идет за счет боковой почки (тополь, береза и др.);
3) ложнодихотомическое (вариант симподиального) — верхушечная почка отмирает, а рост идет за счет двух боковых почек (сирень).

По типу роста побеги бывают: прямостоячие (все время растет вверх) — большинство растений; приподнимающиеся (плаун булавовидный); стелющиеся (если он укореняется, то называется ползучим, например клевер ползучий, будра плющевидная); вьющиеся (вьюнок); цепляющиеся (хмель).

Строение стебля однодольных растений

В анатомическом строении стебля травянистых растений выделяют: *покровную ткань (эпидерма); первичную кору; центральный осевой цилиндр* (рис. 72).

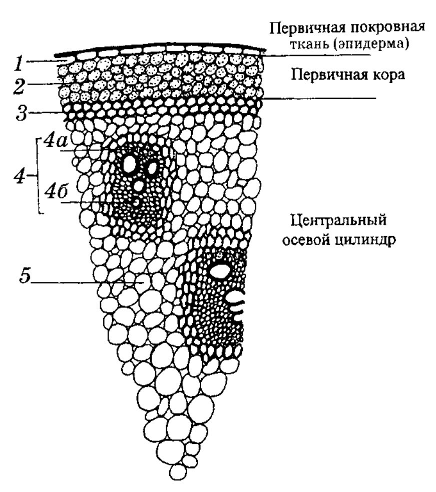


Рис. 72. Анатомическое строение стебля однодольного растения на поперечном срезе: *1* — эпидерма; *2* — паренхима хлорофиллоносная; *3* — склеренхима перициклическая; *4* — сосудисто-волокнистый пучок (*4а* — флоэма, *4б* — ксилема) в склеренхимной обкладке; *5* — паренхима основная, запасающая

1. *Покровная ткань* — тонкий слой плотно сомкнутых вытянутых клеток, имеет устьица.
2. *Первичная кора* — образована под эпидермой тремя видами тканей: механической — толстостенные клетки; основной паренхимой (фотосинтезирующая); запасающей паренхимой (один слой клеток).
3. *Центральный осевой цилиндр* содержит сосудисто-волокнистые пучки (всегда закрытые). Пространство между пучками занято паренхимой. В состав каждого пучка входят волокна механической ткани и проводящая ткань двух типов: *ксилема* и *флоэма*.

В центральной части стебля расположена *сердцевина* — скопление крупных клеток с тонкими стенками. У злаков на месте отмершей сердцевины образуется воздушная полость (стебель — соломина).

Строение стебля древесных растений

Деревья и кустарники имеют многолетние одревесневшие стебли, способные утолщаться. Утолщение, или вторичный рост стебля, происходит за счет деятельности образовательной ткани — камбия.

В стебле многолетнего древесного растения выделяют основные части, это: *перидерма*, *кора* (первичная и вторичная), *камбий*, *древесина*, *сердцевина* (рис. 73).

Перидерма состоит из нескольких слоев: отмершая эпидерма (один слой клеток); пробка (перидерма) — мертвые клетки, пропитанные воскоподобным веществом суберином.

Первичная кора включает: пластинчатую колленхиму (механическая ткань); хлорофиллоносную паренхиму; однорядный слой крахмалоносных клеток — «крахмалоносное влагалище». Этот крахмал растение не расходует, по-видимому, он играет роль в поддержании равновесия растения. *Вторичная кора* включает слой луба, состоящий из лубяных волокон (механическая ткань) и ситовидных трубок с клетками-спутницами, а также лубяную паренхиму.

Камбий — слой меристематических клеток, который откладывает *наружу* стебля элементы *вторичного* луба, *внутрь* — элементы вторичной древесины. Клеток древесины значительно больше. Граница коры проходит по камбию.

Древесина составляет основную часть стебля и в основном образована элементами проводящей системы — сосудами. Годичные кольца — ежегодный прирост древесины за один вегетационный период. Весной камбий откладывает древесину, которая состоит из широких, тонкостенных клеток (рыхлая, светлая). К середине лета откладываются мелкие толстостенные клетки с большим количеством древесинных волокон (механическая ткань). По годичным кольцам можно определить возраст растения.

Сердцевина состоит из паренхимных клеток. В центре эти клетки более крупные и часто отмершие.

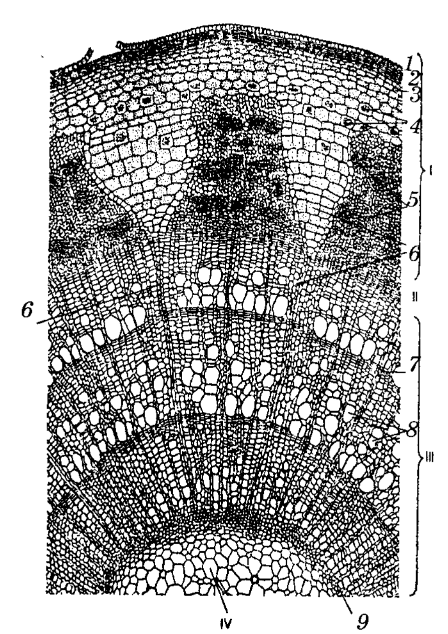


Рис. 73. Строение древесного стебля (на примере стебля липы): I — кора; II — камбий; III — древесина; IV — сердцевина. *1* — отмерший эпидермис; *2* — перидерма; *3* — колленхима; *4* — ассимиляционная паренхима; *5* — участки флоэмы; *6* — сердцевинный луч; *7* — осенняя древесина годичного кольца; *8* — весенняя древесина годичного кольца; *9* — первичная ксилема

Видоизменения побега (рис. 74)

У многих растений в почве образуются подземные побеги, в которых накапливаются запасные питательные вещества. Кроме того, надземные побеги могут видоизменяться в органы прикрепления, защиты и т. д.

1. *Подземные побеги*:

корневище (папоротник, ландыш) — многолетний побег, имеющий редуцированные листья в виде чешуек, в пазухах которых находятся пазушные почки. На корневищах образуются придаточные корни. Разновидностью корневищ являются столоны картофеля (недолговечны);

клубни (картофель) — формируются как концевые или пазушные утолщения подземных побегов (столонов). На клубнях расположены почки (глазки). Клубни служат для вегетативного размножения;

клубнелуковица (гладиолус) — это лиственный клубень, т. е. клубень, покрытый чешуевидными сухими пленчатыми листьями;

луковица — укороченный побег, стеблевая часть которого называется донцем. К донцу прикрепляются листья и чешуи. На донце располагается верхушечная почка, из которой развиваются надземные листья и цветоносная стрелка. Луковицы служат для вегетативного размножения.

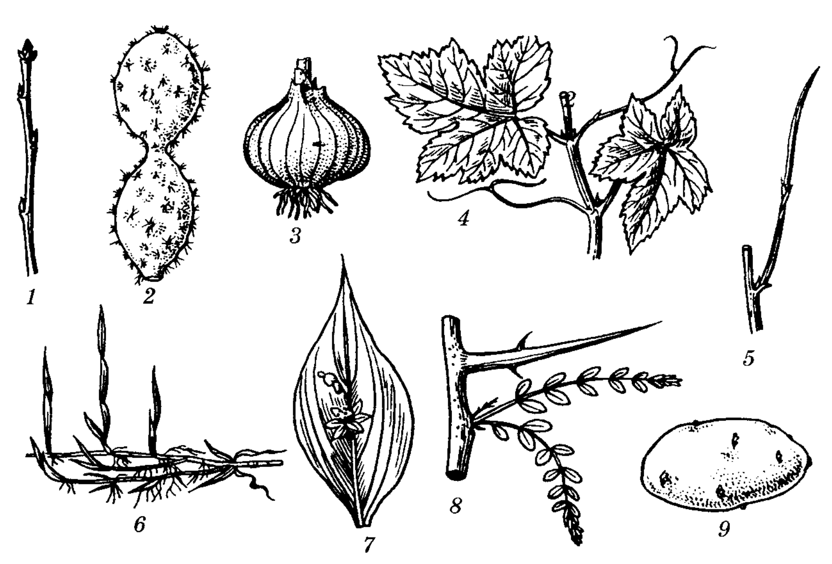


Рис. 74. Видоизменения (метаморфозы) побега: *1* — обычный удлиненный побег; *2* — мясистый побег кактуса с редуцированными листьями; *3* — луковица лука; *4* — усы (видоизмененные соцветия) винограда; *5* — зеленый безлистный фотосинтезирующий побег дрока; *6* — корневища пырея; *7* — филлокладии иглицы; *8* — колючка гледичии; *9* — клубень картофеля

2. *Надземные побеги*: колючки (боярышник и др.), усики (виноград и др.), луковицы (чеснок и др.), усы (земляника и др.), стеблевые клубни (цикламен и др.), кочан (капуста и др.) — гигантская почка.

Лист

Лист — это надземный, вегетативный орган растения (рис.75).

Обладает двусторонней симметрией. Растет ограниченное время за счет основания листа.

Функции листа: фотосинтез, транспирация (испарение воды), газообмен, запасающая функция; вегетативное размножение.

Основные части листа: *листовая пластинка, черешок, основание листа, прилистники* (выросты основания листа).

Черешков и прилистников может и не быть. Основание листа может расширяться и охватывать стебель, при этом образуется влагалище. Листья с черешками называются *черешковыми*, без черешков — *сидячими*. Черешки ориентируют листовую пластинку по отношению к источнику света, создавая листовую мозаику — размещение листьев на побеге, при котором они не затеняют друг друга. Листья различают по ряду признаков: по размерам (от нескольких миллиметров до 20 м — у пальм), по жилкованию, по форме листовой пластинки, по краю листовой пластинки, по расположению на стебле.

Жилкование листа

Жилки — это проводящие пучки листа. Жилкование бывает:

дуговое (ландыш и другие однодольные);

параллельное (лист злака);

пальчатое — все жилки сходятся в одной точке (клен татарский и другие двудольные);

перистое — выражена центральная жилка (черемуха и другие двудольные);

вильчатое — дихотомическое (гинкго двулопастный).

Форма листа

Простой лист — состоит из одной листовой пластинки и одного черешка. При листопаде отпадает целиком.

Сложный лист — состоит из нескольких листовых пластинок со своими черешками. Общий черешок — рахис. При листопаде каждая листовая пластинка отпадает независимо.

Простые листья делятся на (рис. 76):

а) листья с цельной листовой пластинкой по форме могут быть округлые, продолговатые, линейные и др.;

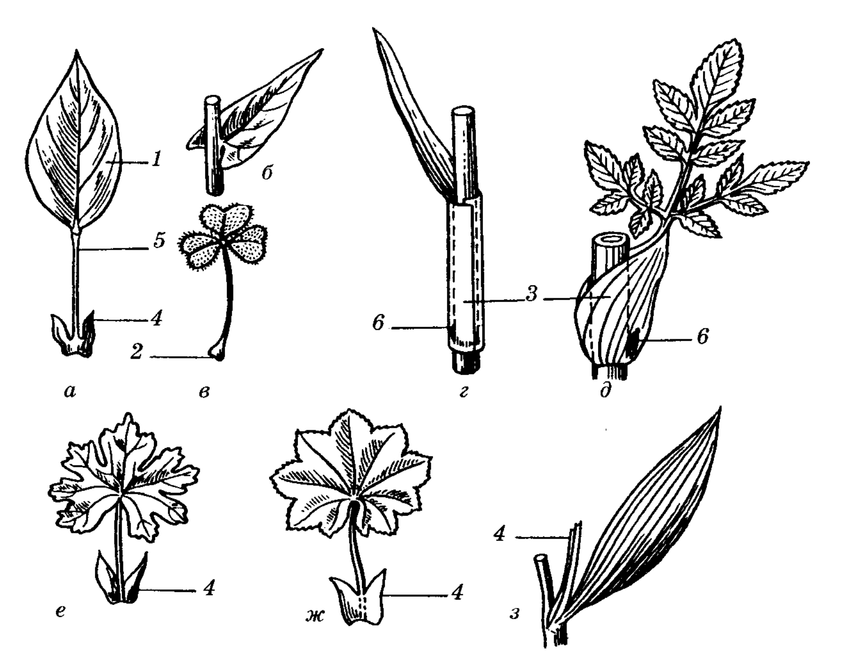


Рис. 75. Простые листья: *а* — черешковый; *б* — сидячий; *в* — с подушечкой в основании черешка; *г, д* — влагалищные; *е* — со свободными прилистниками; *ж* — с прирастающими к черешку прилистниками; *з* — с пазушными срастающимися прилистниками. *1* — пластинка; *2* — основание черешка; *3* — влагалище; *4* — прилистники; *5* — черешок; *6* — пазушная почка

		Тройчато- (трех-)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Лопастный (на $^1/_3$ ширины полупластинки)			
	Раздельный (до половины ширины полупластинки)			
	Рассеченный (до основания или до центральной жилки)			
Сложные листья (листочки на черешочках с сочленениями)				

Рис. 76. Простые листья с расчлененной листовой пластинкой и сложные листья

б) листья с расчлененной листовой пластинкой могут быть:
лопастные (тройчато-, пальчато-, перисто-);
раздельные (расчлененные, более $^1/_2$ ширины);
рассеченные (расчлененные до средней жилки).

Выделяют три типа расположения листьев:
очередное, или спиральное — от каждого узла отходит только один лист (дуб, береза, злаки, зонтичные и др.);
супротивное — в каждом узле пара листьев (клен, сирень, губоцветные и др.);
мутовчатое — в каждом узле три и более листа (олеандр, элодея, иван-чай и др.).

По анатомическому строению выделяют:

1. *Дорзовентральные листья* — ассимиляционная часть листа (столбчатая хлорофиллоносная паренхима) расположена только на верхней стороне листовой пластинки, губчатая — на нижней (сахарная свекла).

Анатомическое строение дорзовентрального листа

Покровная ткань — эпидерма или кожица. Кожица покрыта кутикулой и имеет устьица, как правило, на нижней поверхности листа. Защищает лист сверху и снизу. Работа устьиц обеспечивает поступление углекислого газа и выведение кислорода, а также транспирацию (испарение воды). Газообмен в тканях листа протекает постоянно, тогда как световая фаза фотосинтеза — только днем.

Мезофилл (фотосинтезирующая ткань) — столбчатый и губчатый. Клетки столбчатого мезофилла обычно содержат большое количество хлоропластов. Губчатый мезофилл имеет много межклетников.

Сосудисто-волокнистые пучки (жилки) включают ксилему (древесину), флоэму (луб) и механическую ткань (уголковую колленхиму над пучком и склеренхиму кольцом вокруг пучка).

2. *Изолатеральные листья* — столбчатая паренхима с двух сторон листа (гладиолус).
3. *Радиальные листья* — хлоренхима вокруг центральной жилки (хвоя сосны).

Листопад — сезонная адаптация растения к изменениям климата. Основная причина листопада — необходимость уменьшения испарения воды осенью и зимой. С понижением температуры всасывание воды корнями снижается, растение может обезводиться и погибнуть. Сбрасывание листьев предотвращает этот процесс и уменьшает испарение воды.

Видоизменения листа: колючки (кактус и др.); усики (горох и др.); листья насекомоядных растений (росянка и др.).

Генеративные органы (цветок, плод, семя)

Цветок

Цветок — это орган семенного размножения покрытосеменных растений. Цветок представляет собой укороченный спороносный побег, приспособленный для образования спор и гамет. В цветке происходит опыление, оплодотворение, развитие зародыша, образование плода с семенем.

Строение цветка (рис. 77)

Цветок состоит из *стеблевой части* (цветоножка, цветоложе) и *листовой части* (чашелистики, лепестки, тычинки, пестики).

Цветоложе — расширенная часть цветоножки, к ней прикрепляются все части цветка.

Чашечка (Ca — calyx) — состоит из чашелистиков (обычно зеленого цвета). Чашелистики могут быть свободными, тогда чашечка называется *раздельнолистной*. Если чашелистики срастаются, то чашечка называется *спайнолистной*.

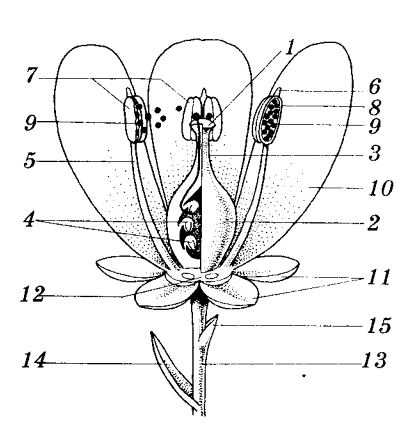


Рис. 77. Схема строения цветка: *1* — рыльце; *2* — завязь; *3* — столбик; *4* — семязачаток; *5* — тычиночная нить; *6* — связник; *7* — пыльник; *8* — пыльник в разрезе; *9* — пыльцевые зерна; *10* — лепесток; *11* — чашелистик; *12* — цветоложе; *13* — цветоножка; *14* — прицветник; *15* — прицветничек

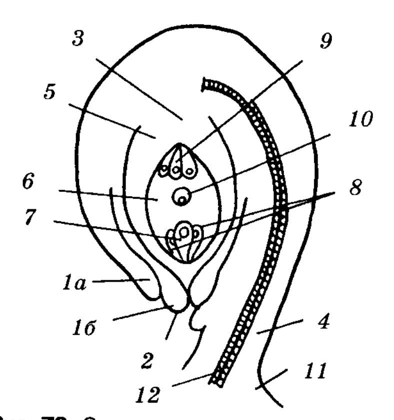


Рис. 78. Строение семязачатка и зародышевого мешка (женского гаметофита) покрытосеменных растений: *1* — покровы семязачатка, или интегументы (*а* — наружный, *б* — внутренний); *2* — микропиле; *3* — халаза; *4* — фуникулус; *5* — нуцеллус; *6* — зародышевый мешок; *7* — яйцеклетка, *8* — синергиды, *9* — антиподы; *10* — вторичное ядро; *11* — плацента; *12* — проводящий пучок

Венчик (Co — corolla) — совокупность лепестков. Лепестки могут быть свободными или сросшимися, а венчик, соответственно, *раздельнолепестный* или *спайнолепестный*. Венчик обычно ярко окрашен, имеет разную форму, привлекает насекомых-опылителей.

Околоцветник, образованный чашечкой и венчиком, называют *двойным*. *Простой околоцветник* может быть *венчиковидным* (тюльпан), т. е. состоять только из листочков венчика, или *чашечковидным* (крапива). Цветки без околоцветника называют голыми (ива).

Гаметофит — гаплоидное половое поколение, продуцирующее гаметы.

Спорофит — диплоидное поколение, которое производит гаплоидные споры (микро- и мегаспоры) у цветковых растений.

Тычинка состоит из *тычиночной нити* и *пыльника*. Совокупность тычинок называют *андроцеем (A)*. Пыльник образован двумя половинками, соединенными связником. В каждой половинке пыльника есть два пыльцевых гнезда — *микроспорангия*. Гнезда пыльников называют *пыльцевыми мешками*. В них образуются микроспоры и созревает пыльца.

Пыльца — это редуцированный мужской гаметофит, состоящий из двух клеток.

Обе клетки мужского гаметофита (пыльцы) выполняют определенную функцию. Большая клетка, или *вегетативная*, образует пыльцевую трубку. Маленькая клетка, или *генеративная*, образует два спермия — мужские гаметы.

Пестик может быть один или несколько. Совокупность пестиков называют *гинецеем (G)*. Пестик образован плодолистиками. Пестик состоит из *завязи*, *столбика* и *рыльца*. На рыльце пестика попадает пыльца, и происходит прорастание. Если плодолистик образует единственный пестик, то он называется *монокарпным*. Если два и более плодолистика образуют самостоятельные пестики — это *апокарпный гинецей*. При срастании нескольких плодолистиков в один пестик образуется *ценокарпный гинецей*.

Семяпочка (рис. 78) находится в завязи пестика. Прикрепляется к стенке завязи с помощью плаценты — вздутия тканей завязи. Семяпочка состоит из *семяножки (фуникулуса)*, *покровов (два интегумента)* и *ядра* семяпочки, в котором формируется зародышевый мешок.

Зародышевый мешок (состоит из восьми клеток) — это редуцированный женский гаметофит, который развивается из мегаспоры. Покровы на верхушке семяпочки не срастаются и образуют *пыльцевход (микропиле)*. Ближе к пыльцевходу находятся яйцеклетка и две клетки — *синергиды (n)*. На противоположном конце — три клетки — *антиподы (n)*, в центре — *диплоидное вторичное ядро (2n)*, которое образовалось из слияния двух пóлярных ядер.

Цветки с тычинками и пестиками — *обоеполые*. Цветки только с тычинками или только с пестиками — *однополые* (раздельнополые), например кукуруза, береза и др.

Классификация растений

Растения, у которых мужские (тычиночные) и женские (пестичные) цветки находятся на одном растении, называются *однодомными* (кукуруза). Растения, у которых однополые цветки находятся на разных растениях, называются *двудомными* (крапива, ива и др.).

Соцветия

Соцветия — это побег или система побегов, несущих цветки. В соответствии с типами ветвления побегов соцветия (рис. 79) разделяют на:

1) *моноподиальные (ботриоидные) соцветия* бывают простые и сложные. Боковые оси простых соцветий не ветвятся, сложных — ветвятся.

Простые моноподиальные соцветия. Роспуск цветов происходит снизу вверх, если соцветие вертикальное (кисть, колос), либо от периферии к центру, если цветки в соцветии расположены горизонтально (зонтик, корзинка):

кисть — все цветки на удлиненной оси, имеют цветоножки (черемуха);

щиток — сходен с кистью, но цветоножки разной длины и цветки расположены в одной плоскости (груша);

зонтик — цветки на цветоножках одинаковой длины, выходят из одной точки (вишня);

колос — производное кисти, но без цветоножек, цветки сидячие (подорожник);

початок — колос с толстой осью (кукуруза);

головка — видоизмененный зонтик; ось разрастается, на ней сидячие цветки (клевер);

корзинка — сидячие цветки на расширенном конце оси соцветия (сложноцветные).

Сложные моноподиальные соцветия:

метелка (сложная кисть) — образована из отдельных кистей (сирень);

сложный колос — образован из отдельных простых колосков (пшеница);

сложный зонтик — состоит из простых зонтиков от верхушки главной оси (морковь);

сложный щиток — составлен из простых щитков (пижма);

2) *симподиальные (цимозные) соцветия.* Главная ось заканчивается цветком. Последующие цветки возникают в пазухах прицветных листьев и продолжают рост главной оси. Роспуск цветков происходит сверху вниз или из центра к периферии.

Различают три типа симподиальных соцветий:

а) монохазий (извилина и завиток) — очередное расположение осей:

извилина — от главной оси отходит ось второго порядка, от второго — третьего порядка и т. д., то с одной, то с другой стороны (лютик едкий);

завиток — от главной оси отходит ось второго порядка, от второго — ось третьего порядка и т. д., но при этом оси отходят только в одном направлении, закручиваясь в завиток (незабудка);

б) дихазий (развилина и двойной завиток) — ложнодихотомическое расположение осей:

развилина — под цветком главной оси образуются супротивно расположенные ветви (оси), заканчивающиеся цветком. Каждая из этих осей также образует две супротивных оси (гвоздика);

двойной завиток — под цветком главной оси супротивно образуются два простых завитка (картофель);



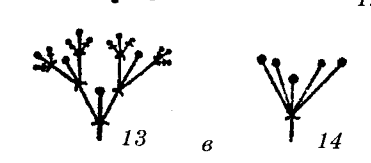


Рис. 79. Типы соцветий: *а* — простые ботриоидные (моноподиальные): *1* — кисть; *2* — щиток; *3* — зонтик; *4* — головка; *5* — колос; *6* — початок; *7* — корзинка; *б* — сложные ботриоидные: *8* — сложный колос; *9* — метелка; *10* — сложный зонтик; *в* — цимозные (симподиальные): *11* — извилина (монохазий); *12* — завиток (монохазий); *13* — развилина (дихазий); *14* — многолучевик (плейохазий)

в) плейохазий — мутовчатое расположение осей — под цветком главной оси развивается мутовка боковых осей с цветками или соцветиями (молочай).

Опыление

Опыление — это процесс переноса пыльцы из пыльников на рыльце пестика. Различают самоопыление, перекрестное опыление, искусственное опыление.

Самоопыление может происходить у растений, имеющих двуполые цветки. Пыльца переносится на рыльце пестика внутри одного цветка. Самоопыляющиеся растения — горох, ячмень, рожь, овес и др.

Перекрестное опыление — на рыльце попадает пыльца с других растений того же вида.

Перекрестное опыление осуществляется под воздействием различных внешних факторов:

анемофилия — опыление с помощью ветра. Растения рано зацветают, до появления листьев. Цветки мелкие, невзрачные. Пыльца мелкая, сухая. Рыльца пестиков часто перистые. Это многие злаки, осока, береза, дуб и др.;

энтомофилия — опыление с помощью насекомых (пчел, шмелей, ос, бабочек). Цветки крупные, ярко окрашены, есть нектар и запах. Растения, опыляемые насекомыми, — шиповник, яблоня, черемуха, вишня, мак, ромашка;

гидрофилия — опыление с помощью воды. Характерно для многих водных цветковых растений.

Искусственное опыление — это принудительное опыление, производимое человеком с помощью собственной пыльцы цветка или пыльцы других растений.

Оплодотворение

Оплодотворение — это процесс слияния женской и мужской половых клеток с образованием зиготы (одноклеточного зародыша).

У цветковых растений этот процесс называется *двойное оплодотворение*. Он был открыт в 1898 г. русским ботаником С. Г. Навашиным. Пыльцевое зерно попадает на рыльце пестика. *Вегетативная клетка* прорастает в виде трубки через ткани рыльца и столбика по направлению к завязи. Трубка проходит через микропиле (пыльцевход) и оказывается внутри зародышевого мешка. *Генеративная клетка* образует два спермия. Они движутся в пыльцевой трубке на ее конце. Пыльцевая трубка разрывается, спермии оказываются в зародышевом мешке. Один спермий сливается с яйцеклеткой, и образуется *зигота* — первая клетка зародыша семени. Второй спермий сливается с диплоидным ядром центральной клетки, образуется *триплоидная клетка*. Триплоидная клетка дает начало *эндосперму* (питательной ткани семени).

После оплодотворения из семязачатка образуется *семя*. Семя имеет *семенную кожуру*, *зародыш*, *запас питательных веществ*. Одновременно разрастается завязь пестика. Из стенок завязи образуется *околоплодник*, окружающий семя. Происходит образование плода.

Плод

Плод — орган размножения покрытосеменных растений. Плод содержит семена и развивается из одного цветка (рис. 80).

Функции плода: формирование, защита, распространение семян.

Стенка плода называется *перикарпием (околоплодником)* и имеет три слоя: *экзокарпий*, *мезокарпий*, *эндокарпий*.

В соответствии с типом гинецея все плоды делят на *монокарпии*, *апокарпии*, *ценокарпии* и *псевдокарпии*.

Плоды монокарпии развиваются из цветков, имеющих монокарпный гинецей:

а) однолистовка — многосеменной плод, вскрывающийся только по брюшному шву;

б) однокостянка — односеменной, невскрывающийся плод. Мезокарпий однокостянки может быть сочным (вишня, слива и др.) или сухим (миндаль и др.);

в) боб — одно- или многосеменной плод, раскрывается по двум швам (спинному и брюшному). Семена, расположенные на створках (донник, арахис, акация и др.).

Плоды апокарпии развиваются из апокарпного гинецея:

а) многолистовка — многосеменной сборный плод, состоит из простых листовок (купальница, калужница и др.);

б) многоорешек — сборный многосеменной плод, состоящий из отдельных односеменных невскрывающихся плодиков — орешков (лютики, лапчатка и др.);

в) многокостянка — сборный плод, состоящий из двух или многих плодиков — костянок. Мезокарпий каждого плодика сочный, эндокарпий — твердый (малина, ежевика и др.).

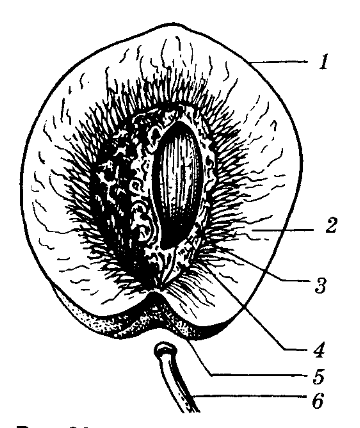


Рис. 80. Строение плода (однокостянки) персика обыкновенного: *1—3* — околоплодник, или перикарпий (*1* — экзокарпий, *2* — мезокарпий, *3* — эндокарпий); *4* — семя; *5* — след плодоножки; *6* — плодоножка

Плоды ценокарпии развиваются из ценокарпного гинецея. Завязь одна, но образована двумя и более сросшимися плодолистиками:

а) ягода — многосеменной невскрывающийся плод с сочным околоплодником — перикарпием (помидор, картофель, крыжовник и др.);

б) тыквина — плод, близкий к ягоде, но отличающийся кожистым экзокарпием (тыква, арбуз, огурец и др.);

в) коробочка — многосеменной плод, имеет сухой вскрывающийся околоплодник (мак, дурман, наперстянка и др.);

г) стручок — образован двумя сросшимися плодолистиками, внутри находится продольная перегородка, к которой прикрепляются семена (капуста, горчица и др.). Стручки классифицируют на вскрывающиеся и невскрывающиеся;

д) стручочек — стручок, у которого длина почти равна ширине (пастушья сумка и др.);

е) яблоко — многосеменной невскрывающийся плод, завязь которого образуется срастанием от трех до пяти плодолистиков (яблоня, рябина, боярышник и др.).

Плоды псевдокарпии — закладывается два и более плодолистиков, а развивается только один, остальные редуцируются:

а) семянка — односеменной плод с кожистым перикарпием, не срастающимся с семенем (подсолнечник, василек, ромашка и др.);

б) зерновка — односеменной плод с пленчатым перикарпием, срастающимся с семенем. Характерен для злаков (пшеница, рожь, тимофеевка и др.);

в) орех — односеменной, редко двусеменной плод с деревянистым перикарпием (лещина, ольха, береза и др.).

Соплодия — это совокупность зрелых плодов, возникающих путем срастания завязей цветков в пределах одного соцветия (ананас, инжир, шелковица).

Плоды, образованные из единственного пестика в цветке, называют *настоящими*. Если в формировании плода участвуют другие части цветка (цветоложе, околоцветник, тычинки), этот плод считают *ложным*. Плод, сформировавшийся из нескольких пестиков одного цветка, называется *сложным*. Плоды и семена распространяются с помощью:

ветра — мелкие, легкие семена, имеющие крылатки, хохолки (семейство Орхидные);
воды — семена водных растений (кувшинка, кубышка и др.);
животных — имеющие крючки, шипики (череда, репейник и др.);
птиц — имеющие сочные околоплодники (рябина, калина, вишня и др.);
путем самопроизвольного разбрасывания семян (бешеный огурец, недотрога и др.);
человеком — в хозяйственных целях или непроизвольно.

Семя

Семя — орган полового размножения и расселения. Развивается из оплодотворенного семязачатка.

Семя состоит из *зародыша*, *эндосперма*, *семенной кожуры*.

Зародыш — основная часть семени (миниатюрный спорофит — 2n). В нем различают *три зародышевых органа*: зародышевый корешок;

зародышевый стебелек с зародышевой почкой; зародышевые листья — семядоли (две — у двудольных, одна — у однодольных).

Участок стебелька в зародыше выше семядолей называется *эпикотиль* (надсемядольное колено), ниже семядолей — *гипокотиль* (подсемядольное колено).

Семенная кожура многослойная, защищает зародыш от высыхания и преждевременного прорастания.

Семена двудольных бывают (рис. 81):

без эндосперма (семена фасоли, бобовых, тыквенных, крестоцветных, сложноцветных и др.). Большая часть питательных веществ заключена в семядолях;

с эндоспермом (семена зонтичных, пасленовых, томата, фиалки, лютика и др.). Эндосперм окружает семядоли. Между семядолями конус нарастания, почечка еще не сформирована;

с периспермом (семена гвоздичных и др.). *Перисперм* — запасающая ткань, образованная тканью *нуцеллуса* в области покровов семязачатка.

Семена однодольных бывают:

без эндосперма (семена частухи болотной, рдеста и др.). Семя имеет форму подковы, эндосперм уже «съеден»;

с эндоспермом (большинство семян однодольных, например ирис и др.). Большая часть семени — эндосперм, в него погружен палочковидный зародыш. Семядоля цилиндрическая, ее нижняя часть (влагалище) охватывает конус нарастания;

семена злаков. Зародыш в зерновке соприкасается с эндоспермом одной стороной — семядолей или щитком, прижатым к эндосперму. Щиток (семядоля) выполняет функцию всасывания питательных веществ из эндосперма.

Эндосперм содержит органические и питательные минеральные вещества. Органические вещества: белок (клейковина), углеводы (крахмал), жиры (растительные масла). Минеральные вещества: вода и минеральные соли.

Прорастание семян — это переход из состояния покоя к развитию и росту зародыша.

Для прорастания необходимы определенные условия:

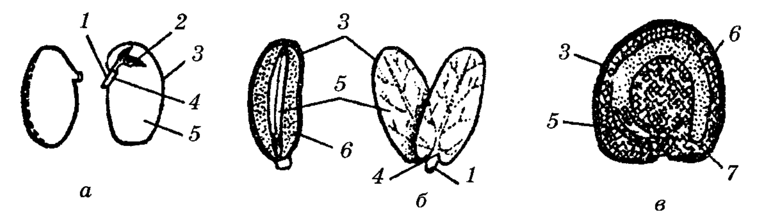


Рис. 81. Строение семян двудольных: *а* — без эндосперма; *б* — с эндоспермом; *в* — с периспермом. *1* — корешок; *2* — эпикотиль; *3* — семенная кожура; *4* — гипокотиль; *5* — семядоля; *6* — эндосперм; *7* — перисперм

проникновение воды: приводит к набуханию, активизации ферментов и метаболизма;

температурный режим: холодостойкие растения прорастают при температуре +1 ... + 5 °С (рожь, морковь и др.); теплолюбивые прорастают при температуре выше +15 °С (огурцы, томаты, кукуруза и др.);

кислород воздуха: дышат как сухие, так и прорастающие семена.

При набухании семени дыхание усиливается, образуется АТФ, идут биосинтетические процессы.

Прорастание бывает надземным и подземным.

Надземное прорастание — семядоли выносятся на поверхность, зеленеют, становятся первыми ассимилирующими листьями (фасоль и др.).

Подземное прорастание — семядоли не выходят на поверхность, сморщиваются, отмирают. Ассимилирующими листьями становятся следующие за семядолями настоящие листья (горох, дуб и др.).

Классификация покрытосеменных растений

Отдел Покрытосеменные делится на два класса: *Двудольные* и *Однодольные*. Эти классы характеризуются рядом признаков.

Класс Двудольные	Класс Однодольные
Зародыш обычно с двумя семядолями, которые при прорастании выносятся над землей	Зародыш обычно с одной семядолей, которая при прорастании семени остается под землей
Листья простые или сложные, обычно четко разделены на черешок и пластинку	Листья всегда простые, обычно не разделены четко на черешок и пластинку
Жилкование листьев обычно перистое или пальчатое	Жилкование листьев обычно параллельное или дуговидное
Характерно вторичное утолщение стебля (вторичный рост) в результате деятельности камбия; проводящая система стебля в виде цилиндра; имеется флоэмная паренхима; кора и сердцевина хорошо дифференцированы	Камбий в осевых органах и вторичный их рост отсутствуют; проводящая система в виде отдельных закрытых, диффузно расположенных в стебле пучков; флоэмная паренхима отсутствует; ясно выраженной коры и сердцевины нет
Первичный корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят боковые корни; корневая система чаще стержневая	Первичный корешок рано отмирает, заменяясь придаточными корнями; корневая система мочковатая
Цветки в своей основе чаще всего 5- или 4-членные	Цветки в своей основе чаще всего 3-членные, очень редко 4- или 2-членные

Основные семейства класса Двудольные (Крестоцветные, Розоцветные, Бобовые, Пасленовые, Сложноцветные, Мальвовые, Маревые, Виноградные)

Семейство Крестоцветные (Капустные) (рис. 82)

Семейство насчитывает около 3 тысяч видов растений.

Жизненные формы — растения обоеполые, травянистые, одно- и двулетники, многолетники. Встречаются кустарники и полукустарники.

Листья — простые, очередные, без прилистников; бывают расчлененные.

Цветки — обоеполые, с двойным околоцветником. *Чашечка* состоит из четырех чашелистиков, *венчик* — из четырех лепестков. Окраска лепестков желтая, белая, реже фиолетовая и розовая. *Тычинок* — шесть; две короткие, четыре длинные. *Пестик* — один, из двух сросшихся плодолистиков.

Плод — стручок или стручочек. Цветки собраны в соцветие кисть или метелка.

Характерно накопление гликозидов, которые при расщеплении дают едкие эфирные масла (горчичное масло). Важным признаком является опушение вегетативных и генеративных органов.

Значение: овощные и кормовые культуры — капуста, репа, редис, турнепс и др.; масличные растения — горчица, рапс и др.; декоратив-

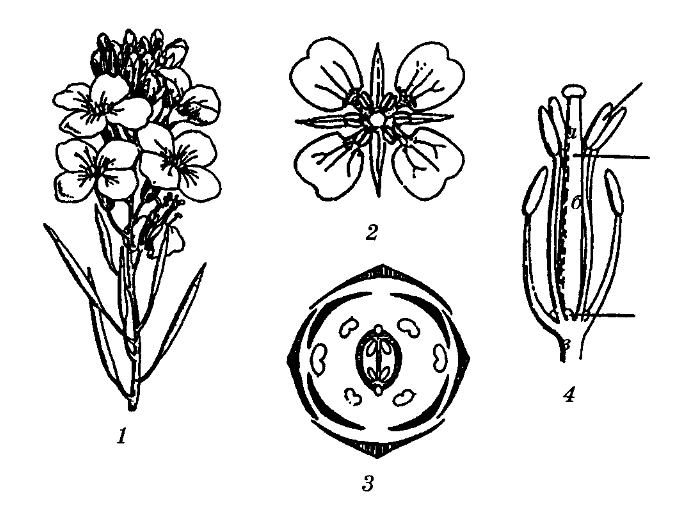


Рис. 82. Капуста огородная семейства крестоцветных: *1* — соцветие; *2* — схема цветка на плоскости; *3* — диаграмма цветка; *4* — андроцей (*а*) и гинецей (*б*) цветка с нектарником (*в*)

ные — ночная фиалка и др.; сорняки — сурепка, пастушья сумка и др.

Формула цветка Крестоцветных: $*Ca_4Co_4A_2 + {}_4G_{(\underline{2})}$.

Формула цветка (используемые обозначения):
Ca (Calyx) — чашечка;
Co (Corolla) — венчик;
P — простой околоцветник;
A (андроцей) — тычинки;
G (гинецей) — пестики;
***** — актиноморфный цветок многоплоскостной симметрии;
↑ — зигоморфный цветок, одна вертикальная плоскостная симметрия;
( ) — сросшиеся элементы цветка;
черта над цифрой указывает верхнее или под цифрой нижнее положение элементов.

Семейство Розоцветные

Семейство насчитывает более 3 тысяч видов.

Жизненные формы — однолетние и многолетние травы, кустарники, полукустарники, деревья.

Листья — очередные, простые и сложные, с прилистниками.

Цветки — обоеполые, с двойным околоцветником. Соцветия ботрические (кисть, зонтик, щиток) и цимозные (развилина, извилина). Характерная черта — образование *гипантия (чаши)*. Гипантии возникают из-за срастания цветоложа с основаниями чашелистиков, лепестков, тычинок. Гипантий участвует в формировании ложных плодов. *Чашечка* состоит из пяти, иногда из четырех чашелистиков; *венчик* — из пяти (редко из четырех) свободных лепестков. Окраска белая, желтая и розовая. *Тычинки* в количестве кратном пяти. *Пестик* — один или много. Бесплодные тычинки — *стаминодии* — образуют нектароносный валик. Насекомоопыляемые. Семена без эндосперма.

Плод — фрага (земляника и др.), многокостянка (малина и др.), цинародий (шиповник и др.), яблоко (яблоневые и др.), однокостянка (сливовые и др.).

Семейство Розоцветные делится на четыре подсемейства: *Спирейные, Розовые, Яблоневые* и *Сливовые*.

Значение: плодовые и ягодные культуры — яблоня, вишня, слива, земляника, малина и др.; лекарственные растения — шиповник и др.; декоративные — розы и др.

Семейство Бобовые (Мотыльковые)

Семейство Бобовые насчитывает 18 тысяч видов растений. Одно из наиболее многочисленных.

Жизненные формы — однолетние и многолетние травы, кустарники, полукустарники, деревья.

Характеристики подсемейств

Признак	Спирейные	Розовые	Яблоневые	Сливовые
Гинецей	Апокарпный	Апокарпный	Ценокарпный	Монокарпный
Число плодолистиков	8—5 (1)	5 (редко 1)	3—5	1
Завязь	Верхняя	Верхняя	Нижняя	Верхняя
Тип плода	Многолистовка	Многоорешек Многокостянка	Яблоко	Однокостянка
Подчашие	Нет	Имеется у трав	Нет	Нет
Представители	Спирея	Малина, земляника	Яблоня, рябина	Слива, миндаль, вишня
Формулы	$*Ca_5Co_5A_\infty G_{\underline{\infty}}$	$*Ca_5Co_5A_\infty G_{\underline{\infty}}$ $*Ca_{5+5}Co_5A_\infty G_{\underline{\infty}}$	$*Ca_5Co_5A_\infty G_{(3\text{-}5)}$	$*Ca_5Co_5A_\infty G_1$

Листья — сложные (тройчато- — клевер и др., пальчато- — люпин и др., перистосложные — горох и др.); листорасположение очередное, реже супротивное; с прилистниками.

Цветки — собраны в ботрические соцветия (кисть, головка, зонтик и колос). Цветки обоеполые. Околоцветник двойной. *Чашечка* состоит из пяти сросшихся чашелистиков, *венчик* — из пяти лепестков, раздельнолепестной (верхний лепесток — парус, два боковых лепестка — весла, два нижних сросшихся — лодочка). *Тычинок* — десять; одна свободная, остальные срослись в трубочку. *Пестик* — один. Насекомоопыляемые, самоопыляемые (горох и др.).

Плод — монокарпий, боб, одно-, дву- или многосеменной. Семена без эндосперма.

Характерно образование клубеньков на корнях. Клубеньки — результат симбиоза с азотфиксирующими бактериями, усваивающими атмосферный азот. В семенах содержится много белка.

Значение: пищевые растения — горох, соя, фасоль, чечевица и др. Кормовые растения — люцерна, лядвенец, клевер и др. Медоносные — люпин, донник. Лекарственные растения — кассия, или александрийский лист (слабительное), софора японская (укрепление сосудов) и др.

Формула цветка Бобовых: $\uparrow Ca_{(5)}Co_{1,\,2,\,(2)}A_{(9),\,1}G_1$.

Семейство Пасленовые

Семейство Пасленовые насчитывает 2900 видов.

Жизненные формы — в основном многолетние травы или полукустарники, реже кустарники или деревья (в тропиках).

Листья — простые цельные или расчлененные, без прилистников. Листорасположение очередное.

Цветки — обоеполые с двойным околоцветником. Соцветия цимозные — завиток, двойной завиток. *Чашечка* состоит из пяти сросшихся чашелистиков (сростнолистная), сохраняется при плодах; *венчик* — сростнолепестной из пяти лепестков в виде колокольчика. *Андроцей* состоит из пяти тычинок, приросших к трубке венчика. *Гинецей* — ценокарпный, один, образован двумя плодолистиками. Насекомоопыляемые, иногда самоопыляемые (картофель и др.).

Плод — ягода (томат и др.), костянка или коробочка (дурман и др.).

Характерно образование ядовитых алкалоидов в различных частях растения. Много ядовитых растений.

Значение: пищевые культуры — картофель, томаты, перец, баклажаны и др. Лекарственные растения — белладонна (источник атропина), дурман, белена, скополия, табак и др.

Формула цветка пасленовых: $*Ca_{(5)}Co_{(5)}\,A5G_{(\underline{2})}$.

Семейство Сложноцветные

Семейство Сложноцветных очень многочисленно — около 20 тысяч видов. Широко распространенные, но редки во влажных тропических лесах.

Жизненные формы — многолетние и однолетние травы. В тропиках есть лианы, кустарники, небольшие деревья.

Листья — простые, без прилистников, цельные или различным образом расчлененные. Листорасположение очередное, реже супротивное.

Цветки собраны в соцветия корзинки. Корзинки могут быть собраны в сложные соцветия: метелки, колосья, щитки. Соцветие окружено оберткой из листочков, обычно зеленых. Корзинки сложноцветных сильно различаются по форме и размеру: от 1—2 мм в диаметре у полыней до 50 см у подсолнечника. Корзинки обычно содержат много цветков, цветки сидячие. *Чашечка* у цветков корзинки либо не развита, либо представлена многочисленными волосками, образующими хохолок, или паппус, разрастающийся у плода в летучку. *Венчик* состоит из пяти сросшихся лепестков, *андроцей* — из пяти тычинок. Пыльники срастаются, образуя трубку. *Гинецей* — один из двух сросшихся плодолистиков.

В составе корзинок различают четыре типа цветков: *трубчатые, язычковые, ложноязычковые, воронковидные*.

Трубчатые — обычно обоеполые, с длинной трубкой венчика, $*Ca_{0-\infty}Co_{(5)}A_{(5)}G_{(\overline{2})}$, например у пижмы.

Язычковые — обоеполые, короткая трубка венчика с отгибом, $\uparrow Ca_{0-\infty}Co_{(5)}A_{(5)}G_{(\overline{2})}$, например у одуванчика.

Ложноязычковые — пестичные, реже бесполые; трубка короткая, ложный язычок образован тремя лепестками. Цветки располагаются

только в краевой части корзинки, $\uparrow Ca_{0-\infty}Co_{(3)}A_0G_{(\underline{2})}$, например краевые цветки у ромашки.

Воронковидные — бесполые; трубка венчика длинная, изогнутая, сильно расширена кверху; $\uparrow Ca_{0-\infty}Co_{(6-9)}A_0G_{(0-2)}$, например краевые цветки у василька.

Некоторые корзинки могут быть образованы только из трубчатых (пижма) или только из язычковых (одуванчик) цветков. Ложноязычковые или воронковидные цветки, будучи недоразвитыми, располагаются по краям корзинки и служат для привлечения насекомых. В центре корзинки находятся трубчатые цветки, которые дают плоды. Большинство сложноцветных растений насекомоопыляемые. У некоторых, например у одуванчика, наблюдается *апомиксис* — развитие семян без опыления и оплодотворения.

Плод — псевдомонокарпный, семянка. Часто имеет хохолок, может быть без хохолка (подсолнечник). Семена без эндосперма.

Значение: пищевые культуры — салат, цикорий и др.; масличные — подсолнечник и др.; кормовые — топинамбур и др.; лекарственные виды — ромашка лекарственная, тысячелистник, календула и др.; декоративные растения — георгины, астры, хризантемы и др.; сорняки — василек, осот, амброзия и др.

Основные семейства класса Однодольные (Лилейные, Злаковые)

Семейство Лилейные

Семейство Лилейные насчитывает около 1300 видов растений.

Жизненные формы — в основном многолетние луковичные или корневищные травы, реже встречаются лианы и деревья.

Листья — простые, с дуговым или параллельным жилкованием. Листорасположение очередное, супротивное или мутовчатое.

Цветки — одиночные или собраны в соцветие метелку или кисть. Цветки обоеполые. *Околоцветник* — простой, венчиковидный из шести сросшихся или свободных листочков, расположенных в два круга. *Андроцей* состоит из шести тычинок, тычиночные нити могут прирастать к сростнолистному околоцветнику. *Гинецей* — один, ценокарпный из трех сросшихся плодолистиков. Насекомоопыляемые растения.

Плод — коробочка или ягода.

Значение: пищевые растения — лук, чеснок, спаржа. Лекарственные растения — ландыш, купена и др. Декоративные — лилия, гиацинт, тюльпан и др. Ядовитые растения — вороний глаз, чемерица и др.

Формула цветка Лилейных: $*P_3+3A_3+3G_{(\underline{3})}$

Семейство Злаки, или Мятликовые (рис. 83)

Семейство Злаковых насчитывает около 11 тысяч видов.

Жизненные формы — многолетние травянистые растения с мочковатой корневой системой. Древесные формы — бамбуки. Стебель злаков — соломина, имеет полые междоузлия и цилиндрическую форму.

Листья — состоят из влагалища и листовой пластинки. Листовое влагалище защищает меристему в узлах, за счет этой меристемы растения способны к *вставочному* (*интеркалярному*) росту. Ветвление злаков над или под поверхностью почвы в *зоне кущения* — у основания побегов со сближенными узлами.

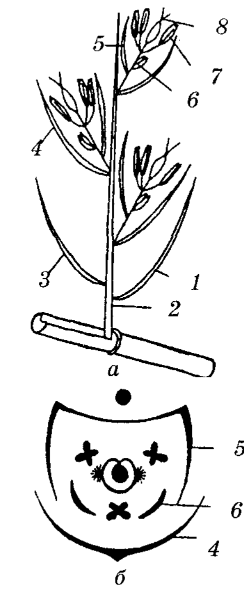


Рис. 83. Схема строения колоска злаков (*а*), диаграмма цветка (*б*). *1* — ось колоска; *2* — нижняя колосковая чешуя; *3* — верхняя колосковая чешуя; *4* — нижняя цветковая чешуя; *5* — верхняя цветковая чешуя; *6* — лодикулы; *7* — тычинка; *8* — пестик

Цветки — обоеполые, раздельнополые встречаются редко (кукуруза). Цветки собраны в соцветия колосок, сложный колос и метелка. На оси колоска выходят от одного до нескольких цветков. В основании оси находятся верхняя и нижняя колосковые чешуи — видоизмененные листья. Выше на оси располагаются цветки. Цветки прикрыты верхней и нижней цветковыми чешуями. Над верхней цветковой чешуйкой располагаются две маленькие бесцветные пленки, называемые *лодикулами* (остатки околоцветника). *Андроцей* состоит из трех тычинок с длинными тычиночными нитями. *Гинецей* — один, псевдомонокарпный из двух сросшихся плодолистиков (третий редуцируется); рыльца пестиков перистые.

Плод — зерновка. Пленчатый околоплодник плотно прилегает к семени и иногда срастается с семенной кожурой. Опыление перекрестное. Большинство злаков ветроопыляемые.

Значение: хлебные злаки — пшеница, рожь, овес, кукуруза, сахарный тростник и др. Кормовые — мятлик, тимофеевка и др. Сорняки — пырей и др.

Формула цветка Злаков: $\uparrow P_{(2)}+2A_3G_{(2)}$

Надцарство Доядерные, или Прокариоты

К прокариотам относят бактерии, архебактерии (от греч. *archaios* — древнейший), эубактерии, актиномицеты (лучистые грибки) и синезеленые водоросли (цианобактерии).

Строение прокариотической клетки рассматривается в разделе «Цитология».

Бактерии

Бактерии были описаны голландским ученым Антони ван Левенгуком в 1676 г.

Все огромное разнообразие бактерий классифицируют по форме, отношению к температурному режиму, способу питания и получения энергии, роли в жизни человека (см. раздел «Цитология»).

Формы клеток бактерий:

палочковидные, или *бациллы*: к ним относятся кишечная палочка, сенная палочка (одиночные бактерии), бациллы сибиреязвенные (собраны в цепочки);

кокки (шарики): объединенные по две — диплококки (возбудители пневмонии); цепочки — стрептококки (возбудители ангины); склеенные по четыре (сарцины); стафилококки образуют «гроздь»;

вибрионы: имеют изогнутую форму (холерный вибрион);

спириллы и *спирохеты*: нитевидны и закручены по спирали, различаются по подвижности. Бледная спирохета — возбудитель сифилиса.

При наступлении неблагоприятных условий бактерии образуют споры с толстой оболочкой. Споры бактерий служат для перенесения неблагоприятных условий среды, способны выдерживать очень высокие и очень низкие температуры.

По отношению к температурному режиму бактерии делятся на несколько групп:

термофилы (обитают в кипящих ключах);

мезофилы (обитают при температуре 36–37 °С, большинство вызывают различные заболевания);

психрофилы (обитают при 0...–1 °С; в горах «кровяные пятна» на снегу — колонии бактерий-психрофилов).

По способу питания и получения энергии бактерии очень разнообразны.

Типы обмена веществ у бактерий определяют по природе источников трех необходимых компонентов жизни: *источник энергии, источник углерода, источник водорода* (водород нужен как донор электронов: $H_2 \rightarrow 2H^+ + 2e$) и может быть заменен другими элементами, отдающими электроны.

По источнику энергии:

фототрофы (используют солнечный свет);

хемотрофы (используют энергию химических связей в неорганических веществах).

Следует отметить, что бактерии фототрофы в качестве источника электронов или водорода используют не воду, а другие соединения. Поэтому побочного продукта кислорода, как при фотосинтезе растений, не выделяется. Это *аноксигенный* (*бескислородный*) *фотосинтез*. Цианобактерии, напротив, выделяют кислород в ходе фотосинтеза (*оксигенный фотосинтез*).

По источнику углерода:

автотрофы (используют углекислый газ из воздуха);

гетеротрофы (используют органическое вещество).

Гетеротрофы в зависимости от субстрата, на котором они развиваются, подразделяют на группы:

сапротрофы (сапрофиты) — питаются мертвым органическим веществом. Это бактерии молочнокислого брожения, гниения и др.;

бактерии-паразиты — развиваются на живых организмах. Например, менингококки, микобактерия туберкулеза. Облигатные анаэробы — возбудители столбняка, гангрены;

миксотрофные бактерии — способны и к паразитическому, и к сапротрофному питанию (бациллы сыпного тифа).

По источнику водорода:

органотрофы (потребляют органику);

литотрофы (от греч. *lithos* — камень) — используют производные литосферы: H_2, H_2S, S, Fe^{2+} и др.).

Размножение бактерий

Бесполое, или *вегетативное*, размножение.

Бактерии размножаются путем равновеликого бинарного поперечного деления клетки. Цикл деления можно разделить на три этапа:

1. Репликация кольцевой ДНК (хромосомы) бактерии. Процесс начинается в точке прикрепления ДНК к цитоплазматической мембране и здесь же завершается.
2. Синтез мембраны в области контакта с ДНК. Это приводит к разделению дочерних молекул ДНК.
3. Образование поперечной перегородки между двумя дочерними хромосомами.

Удвоение бактериальной клетки происходит в благоприятных условиях каждые 15–20 мин.

Половой процесс у бактерий (или *генетическая рекомбинация)*.

У многих бактерий известен половой процесс, при котором происходит только обмен генетической информацией между клетками, но образование новых клеток не происходит. Выделяют три формы генетической рекомбинации:

1. Трансформация (перенос ДНК из разрушенной клетки в живую культуру бактерий).
2. Конъюгация (передача наследственной информации при прямом контакте клеток).
3. Трансдукция (перенос участков ДНК от одной бактерии к другой, посредством фагового вектора — переносчика).

Значение бактерий

Бактерии имеют огромное значение в природе и в жизни человека. Можно выделить экологическое значение и применение в человеческой деятельности и медицине.

Экологическое значение:

сапрофиты являются редуцентами, разрушающими и минерализующими мертвую органику;

бактерии участвуют в круговороте химических элементов (железобактерии, серные бактерии, азотфиксаторы и др.);

участвуют в процессах почвообразования. Разложение бактериями азотистых веществ называется гниением.

Значение в человеческой деятельности и медицине:

в пищевой промышленности бактерии используются для получения кисломолочных продуктов, сыра;

в химической промышленности — получение спиртов, уксусной кислоты, ацетона, сахаров и др.;

в микробиологической промышленности — производство антибиотиков, витаминов и других веществ (актиномицеты — продуценты антибиотика стрептомицина);

используются в генно-инженерных исследованиях и для получения продуцентов различных веществ, например гормона инсулина;

отрицательная роль: порча продуктов, книг, материалов; вызывают заболевания растений, животных, человека. Бактерии являются возбудителями многих болезней человека: тиф, чума, холера, туберкулез и др.

Царство Грибы

Грибы — многочисленная группа организмов, насчитывающая более 120 тысяч видов. Это гетеротрофные организмы, которые имеют признаки сходства с животными и с растениями.

Признаки сходства с растениями: неподвижность, неограниченный клеточный рост, наличие клеточных оболочек, размножение спорами.

Признаки сходства с животными: отсутствие хлоропластов, гетеротрофность, наличие запасного полисахарида — гликогена, продукт азотистого обмена — мочевина, в клеточных оболочках присутствует хитин.

Строение

Грибы очень разнообразны по размерам и внешнему виду. Общей чертой практически всех грибов является тело в виде нитей — *гиф*. Совокупность гифов образует *грибницу*, или *мицелий*. При образовании органов размножения грибные нити плотно переплетаются, образуя ложную ткань *плектенхиму*.

По строению выделяют две большие группы грибов: *высшие* и *низшие*. Низшие грибы имеют неклеточный многоядерный мицелий *(класс Зигомицеты)*. У высших грибов мицелий многоклеточный *(класс Аскомицеты, Базидиомицеты, Несовершенные грибы)*.

Размножение

Грибы размножаются вегетативным, бесполым и половым путями.

Вегетативное размножение происходит: частями мицелия; распадом мицелия на отдельные клетки — хламидоспоры с толстой оболочкой; распадом мицелия на тонкостенные артроспоры, оидии. У дрожжевых грибов вегетативное размножение происходит путем почкования.

Бесполое размножение происходит посредством спор — вегетативных клеток бесполого размножения:

зооспорами (подвижные, у водных грибов);

эндогенное спороношение (споры внутри особых клеток — спорангиев);

экзогенное спороношение (на специальных *гифах конидиеносцах* образуются конидиеспоры, например гриб Пенициллум).

Половое размножение происходит путем слияния гамет.

Зигогамия. При встрече гетероталличных женских («+») и мужских («−») нитей гриба отчленяются клетки и затем сливаются, образуя *зигоспоры*.

Гаметангиогамия. У высших грибов сливаться могут не отдельные клетки, а половые органы — *гаметангии*.

Соматогамия. Слияние клеток мицелия.

Во всех случаях сначала сливается цитоплазма, затем сливаются ядра (стадия дикариона). Диплоидное ядро после мейоза образует споры (n).

У высших грибов после полового процесса образуются *плодовые тела*:

закрытые (клейстотеций) — дождевики; приоткрытые (перитеции) — в виде бутылки; открытые (апотеций) — у шляпочных грибов.

Систематика грибов

Все грибы делят на группы: низшие (мицелий без перегородок) и высшие (мицелий с перегородками).

Низшие грибы: *отдел Хитридиомикоты, отдел Оомикоты, отдел Зигомикоты, отдел Миксомикоты.*

Хитридиомикоты — наиболее примитивные грибы. Не имеют мицелия. Тело — в виде комочка цитоплазмы. Клеточная оболочка отсутствует. Наиболее известные представители: ольпидиум — вызывает болезнь капусты «черная ножка», синхитриум — вызывает рак картофеля.

Оомикоты — имеют развитый мицелий. В клеточной оболочке отсутствует хитин, но есть целлюлоза. Обитают во влажной или водной среде. Важнейший представитель — фитофтора — возбудитель болезни картофеля, томата.

Зигомикоты — образуют хорошо развитый, ветвящийся мицелий. Характерно размножение — зигогамия. Широко распространены: мукор, хлебная плесень. Зигомицеты образуют *эндотрофную микоризу* с корнями растений.

Миксомикоты — иногда выделяются в отдельную группу организмов, так как сочетают признаки животных и грибов. Отдельные амебовидные миксомицеты способны сползаться в единое слизевидное тело. Слизевидное тело может образовывать плодовые тела и споры. К миксомикотам

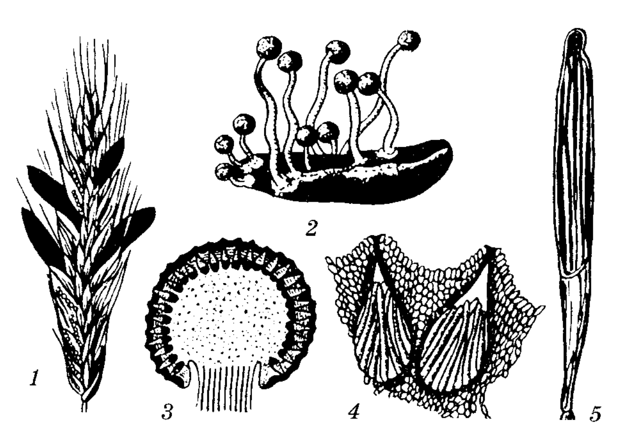


Рис. 84. Спорынья *(Claviceps purpurea)*: *1* — колос ржи со склероциями; *2* — стромы, выросшие на перезимовавшем склероции; *3* — продольный разрез через строму с перитециями; *4* — продольный срез через перитеции с сумками; *5* — сумка с нитевидными аскоспорами

относятся паразиты культурных растений (кила капустная, порошистая парша картофеля).

Высшие грибы: *отдел Аскомикота, отдел Базидиомикота, отдел Дейтеромикота, или Несовершенные грибы.*

Для высших грибов характерны членистые гифы с перегородками *(септами)*.

Аскомикота. Очень разнообразны по строению. Для большинства характерно образование *асков* — сумок с гаплоидными спорами, образующимися в процессе мейоза. Размножение половое (сумки аски), бесполое (конидиеспоры), вегетативное (части мицелия или почкование). К этой группе относят:

дрожжи — одноклеточные грибы, способные к вегетативному размножению путем почкования (пекарские дрожжи, винные дрожжи, кормовые дрожжи и др.);

спорынья — паразит злаков (рис. 84). Лекарственный гриб, содержащий алкалоид эрготамин (используется в родовой практике — сокращает матку), а также производные лизергиновой кислоты — сильного галлюциногена. Употребление зараженного зерна опасно для человека, так как приводит к тяжелым отравлениям.

сморчки и строчки — считаются условно съедобными;

трюфели — съедобные;

микоризообразующие грибы — некоторые представители образуют эктотрофную микоризу.

Цикл развития спорыньи:

1) осенью на злаковых растениях образуются *склероции* — темно-фиолетовые рожки, образованные мицелием гриба в стадии покоя;
2) зимой склероции выпадают из злаков, зимуют в почве. Весной склероции прорастают, образуя выросты с головками — *стромами.* В стромах образуются плодовые тела — *перитеции*, заполненные асками с аскоспорами;
3) летом споры разносятся ветром на рыльца злаков и прорастают. Гифы мицелия образуют *конидии* — споры бесполого размножения. При этом гифы выделяют капельки сладкой жидкости — *медвяную росу*. Насекомые привлекаются этой росой и одновременно переносят споры гриба на другие растения;
4) осенью на пораженном растении формируются склероции-«рожки» спорыньи.

Базидиомикота. Имеют членистые гифы (рис. 85). Образуют *базидии* — органы полового спороношения. Бесполое размножение происходит редко, путем образования конидий. Характерно половое размножение, при котором сливаются две вегетативные одноядерные клетки гаплоидного мицелия (соматогамия). В результате образуется вторичный мицелий, состоящий из двуядерных клеток *(дикарионов)*. При образовании базидии происходит слияние дикариона и образуется диплоидная клетка (2n). При образовании базидиоспор в базидии происходит мейоз. Плодовое тело гриба, образованное плектенхимой, состоит из дикарионов. К группе Базидиомикота относятся разнообразные по строению и размерам грибы:

а) *шляпочные грибы.* Плодовое тело этих грибов образовано пеньком и шляпкой. Многие из них съедобны (белый гриб, подосиновик, подберезовик, опенок и др.). Среди шляпочных грибов есть ядовитые (бледная поганка), используемые в медицине (мухомор). Грибы на 98 % состоят из воды. Долю сухого вещества составляет значительное количество белков. Углеводов содержится меньше, чем в растениях;

б) *грибы-трутовики*. Мицелий развивается в древесине, плодовые тела образуются на стволах деревьев. На нижней стороне плодовых тел в трубчатом гименофоре образуются споры. Трутовики приводят к разрушению и гибели деревьев;

в) *головневые* и *ржавчинные грибы*. Они являются паразитами высших растений, особенно злаков, приводя к снижению урожаев. Растения, пораженные головней, выглядят как обгоревшая головешка (отсюда название). Ржавчинные грибы — наиболее хорошо приспособленные паразиты. Например, цикл развития линейной ржавчины длится два года, первое поколение развивается на листьях кустарника барбариса. Гифы, как и у спорыньи, выделяют сахаристую жидкость и споры

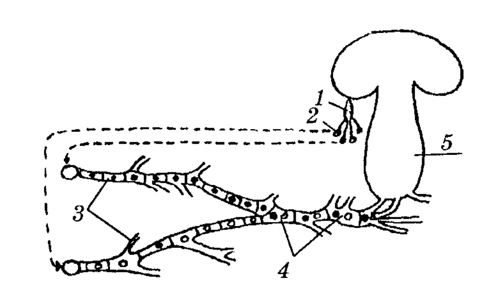


Рис. 85. Цикл развития базидиомицетов: *1* — базидия; *2* — базидиоспора; *3* — первичный мицелий; *4* — дикарионный мицелий; *5* — плодовое тело

разносятся насекомыми. После полового процесса диплоидные споры (2n) поражают листья злаков, снижая урожайность.

Дейтеромицеты, или Несовершенные грибы. Эта искусственная группа грибов включает виды, у которых не известен половой процесс. Мицелий членистый. Бесполое размножение путем образования конидиеносцев с конидиями (наружное спороношение). К этой группе относят:

а) *пеницилл* — гриб-сапрофит. Гифы образуют приподнимающиеся разветвления — конидиеносцы. Конидиеносцы формируют цепочку наружных спор (конидий), обеспечивающих бесполое размножение. Аски с аскоспорами образуются внутри закрытого плодового тела — клейстоция. Пенициллин — широко известный антибиотик, открытый А. Флемингом в 1928 г.;

б) *аспергилл* — используется для получения лимонной, щавелевой кислот;

в) *триходерма* — вызывает кожные заболевания человека.

Отдел Лишайники

Лишайники — это симбиотические организмы, состоящие из автотрофных водорослей и гетеротрофных грибов. Отдел насчитывает около 20 тысяч видов.

Фотосинтезирующий компонент называется *фикобионтом*, грибной компонент — *микобионтом*. Гриб питается углеводами водоросли, а водоросли получают от гриба минеральные вещества.

Микобионты — почти у всех лишайников сумчатые (Аскомикоты — *Ascomycota*) грибы, только у 20 тропических видов встречаются Базидиальные грибы (Базидиомикоты).

В состав лишайников входят около 100 видов *фикобионтов*.

Один вид фикобионта образует симбиоз с различными видами микобионтов.

Отдел Зеленые водоросли — является фикобионтом у большинства видов. Наиболее часто встречаются представители отдела цистекокк и требоуксия.

Отдел Синезеленые водоросли (*цианобактерии*) — наиболее часто встречающимися фикобионтами являются представители рода Носток.

Лишайники широко распространены от Северного до Южного полюса. Растут на камнях, скалах, коре деревьев, некоторые в воде.

Жизненные формы (рис. 86)

По форме тела, или *таллома*, выделяют три типа лишайников:

корковые или *накипные* — имеют вид корочек, плотно срастаются с субстратом. Например, Леканора;

листоватые — форма тела уплощенная, приподнимаются над субстратом, напоминают листья. Можно отделить от субстрата без повреждения таллома. Например, степная золотнянка, Пелтигера;

кустистые — имеют вид кустиков или плетей. Различные виды: кладоний цетрария, олений мох.

По анатомическому строению таллома выделяют две группы лишайников:

Гомеомерные — равномерное распределение водорослей и грибов.

Гетеромерные — четырехслойный таллом: корковый слой (плотные гифы гриба); гонидиальный слой (от названия клеток водорослей — гонидий); сердцевинный слой (гифы, между ними есть пустоты); нижний корковый слой (гифы гриба с ризинами, прикрепляющими к субстрату).

Размножение лишайников

В зависимости от видов водорослей и грибов каждый компонент может размножаться отдельно: водоросли — спорами, грибы — половым путем, образуя плодовое тело с асками (сумками) и аскоспорами. Это неэффективный путь размножения.

Существует вегетативное размножение — кусочками таллома: соредиями, изидиями, глобулами. *Соредии* — находящиеся внутри таллома комплексы из клеток водоросли и гиф гриба. В сухое время года таллом может растрескиваться, соредии вылетают и распространяются. *Изидии* — на талломе возникают «почечки» на тонкой ножке. В сухое время года могут отламываться. *Глобулы* — чешуйки на поверхности таллома. Могут отламываться. Очень сходны с изидиями.

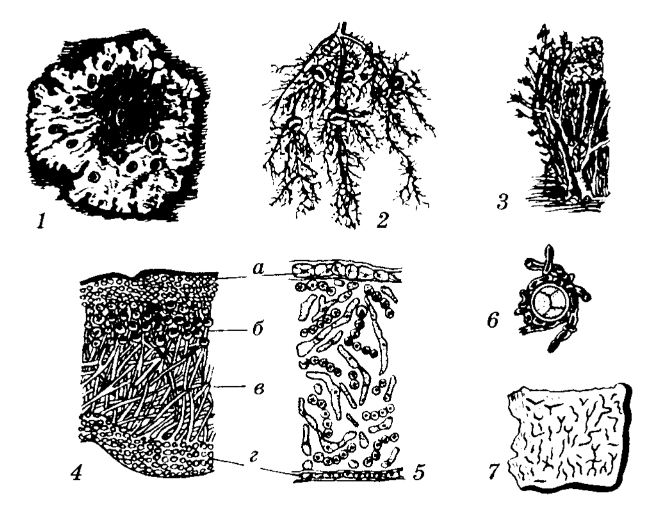


Рис. 86. Лишайники: *1* — слоевище пармелии с плодовыми телами в виде апотециев; *2* — кустистый лишайник из рода уснея *(Usnea)*; *3* — кустистый лишайник из рода кладония (Cladonia), так называемый «олений мох», или ягель; *4* — поперечный срез слоевища листоватого лишайника пармелии *(Parmelia physodes)*, пример гетеромерного строения; *5* — поперечный срез слоевища листоватого лишайника лептогии *(Leptogium)*, пример гомеомерного строения; *6* — начальная стадия роста соредий у пармелии; *7* — накипной, так называемый «письменный лишайник» (Graphis scripta), на корке дерева: *а* — верхний корковый слой; *б* — гонидиальный слой; *в* — сердцевинный слой из гиф гриба; *г* — нижний корковый слой

Отдел лишайники в зависимости от грибов делят на два класса: *Асколихнес* и *Базидиолихнес*.

Значение лишайников. Лишайники — это биоиндикаторы загрязнений; растут в местах с чистым воздухом, с северной стороны стволов. Кроме того, многие из них используются в хозяйстве. Например, *род Цетрария* — исландский мох (около 70 видов) содержит много белка, его можно использовать как муку при выпечке хлеба. *Кладония*, олений мох, — это корм для оленей; *Эверния* используется в парфюмерной промышленности (духи, одеколон), *Рочелла*, растущая на скалах Средиземного моря, используется для приготовления лакмуса.

Царство Растения. Подцарство Настоящие водоросли

Водоросли — это экологическая группа автотрофных растительных организмов, приспособленных к обитанию в водной среде. Водоросли относятся к *низшим растениям*, или *протоктистам*.

Для протоктистов характерны следующие признаки:

нет дифференциации тела на органы (отсутствуют стебли, корни, листья);

тело — таллом или слоевище. Нет внутренней дифференциации тела, т. е. отсутствуют внутренние ткани;

половые органы всегда одноклеточные.

По способу питания все водоросли являются автотрофами, имеют различные модификации хлорофилла, фотосинтезируют (синезеленые могут быть гетеротрофами).

В водоемах водоросли образуют *фитопланктон* или *фитобентос*. Фитопланктон двигается, парит в толще; фитобентос прикреплен ко дну.

Есть пресноводные и морские формы. Всего насчитывают до 22 тысяч видов водорослей. Выделяют до десяти отделов. Наиболее многочисленны *отдел Зеленые водоросли, отдел Бурые водоросли, отдел Красные водоросли.*

Отдел Зеленые водоросли

Отдел насчитывает около 6 тысяч видов. Для них характерны:

1. Зеленая окраска — хлорофилл *a*, хлорофилл *b* (как у высших растений). Другие пигменты — каротины, ксантофиллы.
2. Клеточные стенки из целлюлозы и пектина.
3. Запасные вещества: крахмал, могут быть масла.
4. Размеры от микроскопических, колониальных до крупных форм.
5. Размножение вегетативное, бесполое, половое.

Отдел Зеленые водоросли содержит:

1. *Класс Вольвоксовые* (одноклеточные или колониальные, имеют жгутики, наличие чашевидного хроматофора): хламидомонада (одноклеточные), пандорина, вольвокс (многоклеточные).

2. *Класс Протококовые* (одноклеточные, колониальные, нет жгутиков, толстая оболочка): хлорококк, хлорелла.
3. Класс Конъюгаты (сцеплянки) (одноклеточные, спиральный хроматофор, есть конъюгация): спирогира, зигнема.
4. *Класс Улотриксовые* (нитчатые и пластинчатые формы, пластинчатый хроматофор; гаметы с двумя жгутиками, зооспоры — с четырьмя жгутиками): улотрикс.

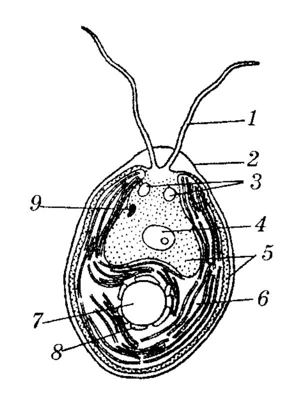


Рис. 87. Строение клетки хламидомонады (*Chlamydomonas*): *1* — жгутики (ундулиподии); *2* — клеточная стенка; *3* — базальные тельца; *4* — ядро с ядрышком; *5* — цитоплазма; *6* — чашеобразный хроматофор; *7* — пиреноид; *8* — зерна крахмала; *9* — красный глазок

Строение клетки
(на примере хламидомонады)

Хламидомонада обитает в пресных водоемах (рис. 87). Ее клетка имеет два жгутика, активно движется. Клетка содержит типичные для эукариот органеллы: эндоплазматическую сеть, митохондрии, рибосомы, мелкие вакуоли и особые структуры:

хроматофор — один очень крупный хлоропласт в виде чаши,

пиреноид — белковое тельце в хроматофоре, который осуществляет фиксацию углекислого газа и участвует в запасании крахмала,

стигма (красный «глазок» в виде линзы, содержащий пигмент каротиноид) — воспринимающая структура, благодаря которой клетка определяет наиболее освещенный участок и перемещается туда (*фототаксис*).

Взрослая особь хламидомонады гаплоидна (n), диплоидна (2n) только зигота при половом размножении.

Цикл развития зеленых водорослей
(на примере улотрикса)

Улотрикс — представитель нитчатых водорослей, обитает в пресных водоемах; нить прикрепляется к субстрату одной бесцветной базальной клеткой (ризоидом).

В жизненном цикле улотрикса преобладает гаплоидная фаза (n), диплоидна (2n) — только зигота. Характерна смена бесполого и полового процесса. Бесполое размножение осуществляется зооспорами (подвижные клетки с четырьмя жгутиками). Половой процесс — изогамный (гаметы подвижны, так как имеют по два жгутика).

Размножение зеленых водорослей

1. *Вегетативное размножение* (иногда называется бесполым): деление клетки надвое (у одноклеточных), обрыв нити (спирогира).

2. *Бесполое размножение* — посредством спор. Споры бывают подвижные (зооспоры) и неподвижные (апланоспоры, переносятся водой).

3. *Половое размножение* связано со слиянием гамет: ♂ и ♀. Выделяют различные типы полового процесса:

1) Конъюгация — самый примитивный. Протекает аналогично инфузориям.

Пример: класс Сцеплянок — половой процесс конъюгация.

Водоросль спирогира не имеет бесполого размножения. При благоприятных условиях — вегетативное размножение, при неблагоприятных условиях — конъюгация.

Процесс конъюгации: а) клетки конъюгаты образуют выросты; б) перегородки между клетками исчезают; в) образуется копуляционный канал; г) все содержимое одной клетки перетекает в другую; д) образуется покоящаяся зигота, покрытая плотной оболочкой. После конъюгации, осенью, нити водоросли опускаются на дно, в ил. Старые нити сгнивают в цикле спирогиры. Таллом гаплоидный (n), зигота диплоидная (2n). Весной начинается мейоз и в клетке восстанавливается гаплоидный набор хромосом (n). Три клетки отмирают, одна прорастает в новую особь.

2) Гаметогамия — размножение в результате слияния половых клеток (гамет):

изогамия: ⊗ (n) + ⊗ (n) → 2n (n) — обе гаметы одинаковые и подвижные (хламидомонада),

гетерогамия: ⊗ + ⊗ (n) → 2n (n) — гаметы разного размера, подвижные,

овогамия: ⊗ + ⊗ (n) → 2n (n) — женская гамета крупная, неподвижная (харовые водоросли — высокоорганизованные).

В жизненном цикле водорослей возможна смена поколений. Например, *ульва* (или морской салат) имеет спорофит (2n) и гаметофит (n), но морфологически они не отличаются — *изоморфная смена поколений* (для сравнения: папоротник — *гетероморфная смена поколений*: спорофит — имеет вид куста, гаметофит — заросток в виде маленькой пластинки).

Отдел Бурые водоросли

Отдел насчитывает 1500 видов. Все бурые водоросли — обитатели морских водоемов. Характерные особенности бурых водорослей:

1. Бурая окраска, пигмент — *фукоксантин (ксантофилл)*.
2. Автотрофы. Содержат хлорофилл *a*, хлорофилл *c*, а также каротиноиды — маннит (шестиатомный спирт).
3. Хлоропласты зернистой или дисковидной формы; в клетке их много, их называют *феопласты*.

4. Запасные вещества: глюкан, ламинарин (полисахарид), жиры. В клетках отсутствуют пиреноиды.
5. Размножение: бесполое и половое. Оба вида размножения сочетаются в жизненном цикле.
6. Смена поколений — гетероморфная, с чередованием диплоидной и гаплоидной фаз.

Цикл развития Бурых водорослей
(на примере ламинарии) (рис. 88, 89)

В жизненном цикле преобладает бесполое поколение — спорофит, представленный талломом. Спорофит — диплоидное поколение (2n).

Бесполое размножение происходит с помощью двух жгутиковых зооспор (n). Зооспоры образуются в результате мейоза и развиваются в гаметофиты: женский гаметофит — оогоний и мужской — антеридий. Гаметофиты (n) образуют яйцеклетку (n) и подвижный сперматозоид (n), при оплодотворении формируется зигота (2n).

Половой процесс — гетерогамия.

Зигота развивается в спорофит (2n).

Отдел Красные водоросли, или Багрянки

Насчитывает около 4 тысяч видов. Красные водоросли — обитатели морских водоемов, лишь некоторые обитают в пресной воде и почве.

Характерные особенности:

1. Слоевище многоклеточное, реже одноклеточное, размеры от микроскопических до 1–2 м, таллом чаще в виде кустиков.
2. Самые глубоководные водоросли, так как имеют особые пигменты. Цвет водорослей: красный, фиолетовый, бордовый, желтый, голубовато-зеленый; зависит от сочетания пигментов. Пигменты: хлорофиллы *a*, *b*, *d*; *фикобилины* (*фикоцианины* — синие, *фикоэритрины* — красные), ксантофиллы и другие каротиноиды. Хроматофоры зернистые, дискообразные, пиреноидов нет.
3. Запасные вещества, образующиеся в процессе фотосинтеза: *«багрянковый крахмал»*, по строению более сходен с гликогеном, чем с крахмалом.
4. Размножение: вегетативное — почкование, половое (половой процесс — оогамия). Большинство красных водорослей двудомные растения.

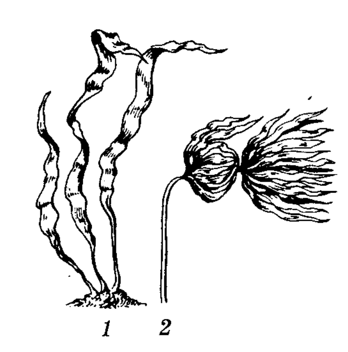


Рис. 88. Бурые водоросли: 1 — сахарная ламинария (*Laminaria saccharina*); 2 — северная ламинария (*Laminaria hyperborea*)

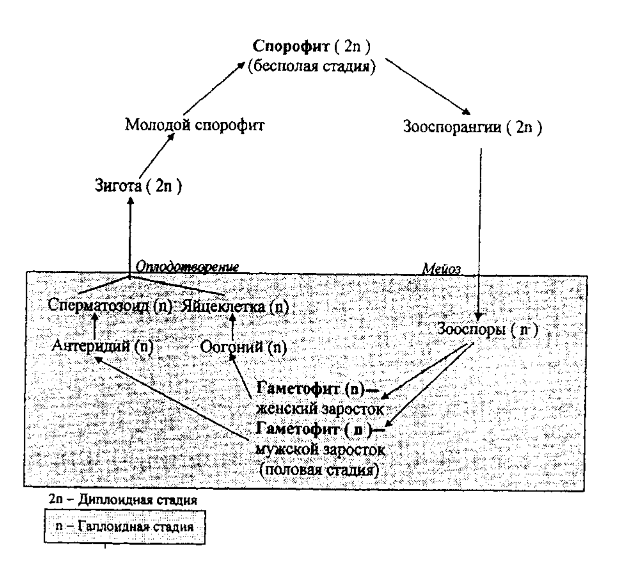


Рис. 89. Схема жизненного цикла бурой водоросли ламинарии

На гаметофитах (n) образуются мужские и женские гаметы без жгутиков. При оплодотворении женские гаметы не выходят в окружающую среду, а остаются на растении. Мужские гаметы пассивно переносятся током воды. После оплодотворения и образования зиготы (2n) формируется спорофит (2n). На спорофитах образуются органы бесполого размножения — спорангии.

5. Изоморфная смена поколений.

Представители багрянковых: *анфельция* (используется для получения агар-агара), *родимения*, *порфира*.

Значение водорослей:

1. Продуценты в водных сообществах (пища для многих животных).
2. Выделяют кислород, используемый для дыхания другими организмами.
3. Вызывают «цветение» воды.
4. Микроскопические красные водоросли выделяют вещества, губительные для животных.
5. Являются симбионтами с грибами при образовании лишайников.
6. Употребляются в пищу человеком (ламинария, порфира).
7. Используются для получения агар-агара (используется в кондитерском производстве — желе, пастила и др., для приготовления микробиологических сред).
8. Используются для получения йодсодержащих медицинских препаратов.
9. Используются в очистке сточных вод (хламидомонада).

Подцарство Высшие споровые растения

К высшим споровым растениям относятся: *моховидные, папоротниковидные, плауновидные* и *хвощевидные*.

Отдел Моховидные

Отдел Моховидные насчитывает 24—35 тысяч видов. Этот примитивный отдел высших растений не всегда соответствует характеристике высших.

Для высших растений характерны:

1. Вегетативные органы — корень, стебель, лист.
2. Дифференцированные ткани (до 85 видов различных тканей).
3. Половые органы многоклеточные.

Для моховидных характерно:

1. Внешнее строение: стебель есть не у всех, есть листья, но нет корней. Функцию корней выполняют выросты клеток нижней части стебля — *ризоиды*.
2. В анатомическом строении обнаруживается отсутствие высокоспециализированной сосудисто-проводящей системы. У наиболее высокоорганизованных лиственных мхов появляются трахеиды и ситовидные трубки. Мхи не могут поднимать воду на большие расстояния и всегда низкорослые.
3. Половой процесс связан с водой, что указывает на связь мхов и водорослей (предками моховидных являлись бурые водоросли). Половые органы — многоклеточные: мужские — антеридии, женские — архегонии.
4. Особенность жизненного цикла — чередование поколений: половое — гаметофит, бесполое — спорофит (производит споры). Половое поколение обеспечивает изменчивость, бесполое — расселение.

Цикл развития моховидных
(на примере кукушкина льна) (рис. 90)

В жизненном цикле кукушкина льна преобладает половое, гаплоидное (n) поколение. Зеленые растения представляют собой половое поколение n. Представители: маршанция, сфагнум, кукушкин лен и др.

Гаметы образуются в процессе митоза. Споры образуются в процессе мейоза.

Мхи — двудомные растения. Гаметофиты мхов многолетние растения.

На мужском растении среди верхних розоватых листочков развиваются мешковидные мужские органы — антеридии. Спермагенная гаплоидная ткань антеридиев делится митозом, образуя сперматозоиды. Сперматозоиды подвижны, имеют два жгутика. Весной сперматозоиды выходят в воду.

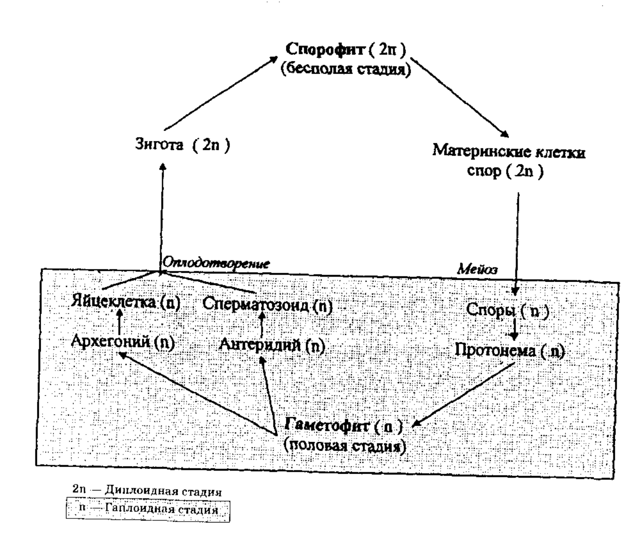
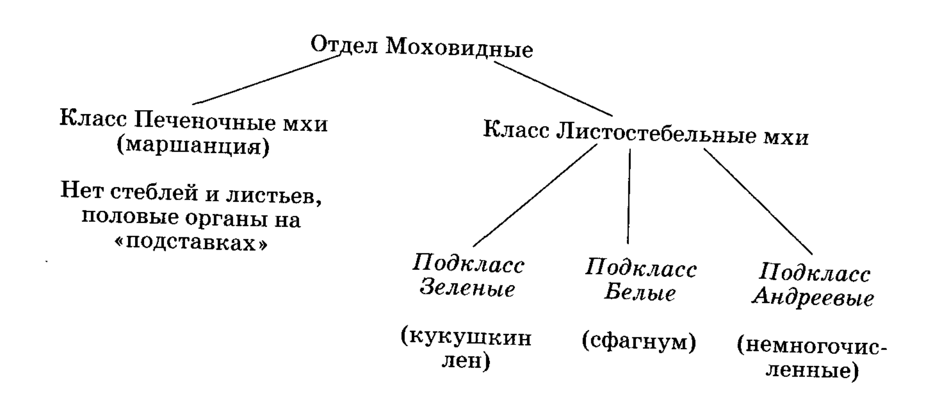


Рис. 90. Схема жизненного цикла моховидных

Женские растения имеют светло-зеленые верхние листочки, среди них развиваются колбочковидные архегонии, продуцирующие яйцеклетку. Во время дождя сперматозоид падает на женский гаметофит и проникает в яйцеклетку: формируется зигота (2n). Через некоторое время зигота (2n) начинает делиться и образуется диплоидный спорофит (n) на женском растении-гаметофите (n). Спорофит имеет вид коробочки на ножке. Внутри коробочки *археспориальная ткань* подвергается мейозу и образуются гаплоидные споры (n). Споры попадают в почву и прорастают в протонему — многоклеточную зеленую ветвящуюся нить. Затем на ней формируются либо мужские, либо женские почечки. Почки прорастают в гаметофиты. Споры гетероталличные. Из протонемы формируется гаметофит.



Класс Листостебельные мхи, подкласс Белые мхи. Сфагнум (рис. 91)

Характерные признаки:

1. Не имеет ризоидов.
2. Все время нарастает верхушкой стебля, нижняя часть — отмирает. Женские архегонии и мужские антеридии образуются на одном растении — однодомные.
3. Отличается строением листа. Листья однослойные, состоят из клеток двух типов: зеленые, мелкие с хлоропластами; гиалиновые, бесцветные, мертвые, пустые, с кольчатым утолщением оболочек (оболочки имеют крупные поры).

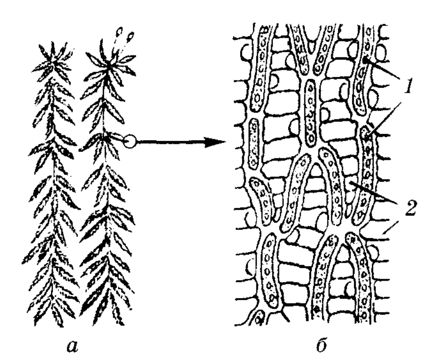


Рис. 91. Сфагнум: *а* — общий вид; *б* — клеточное строение. *1* — фотосинтезирующие клетки; *2* — пустые клетки

Значение мхов: образование сфагновых болот; торфообразование (торф — топливо, удобрение). Недостаток кислорода на болотах приводит к неполному разложению отмерших тканей; образуется торф (1 см за 10 лет).

Отдел Папоротниковидные

Папоротники, плауны и хвощи имеют ряд особенностей, по которым их ранее объединяли в одну группу — папоротникообразные. Отдел насчитывает более 12 тысяч видов.

Жизненные формы разнообразны. Есть растения травянистые и древовидные (в тропиках).

Внешнее строение (рис. 92).

Являются настоящими высшими растениями: имеют стебли, листья (вайи), корневища с придаточными корнями. Лист папоротника (вайя) крупный (макрофилл), имеет стеблевое происхождение. Лист обычного растения растет за счет меристемы у основания листовой пластинки. Лист папоротника улиткообразно закручен и растет верхушкой, где находится меристема. Лист папоротника (вайя) может иметь разную форму, что используется в систематике растений. Расчлененность листовой пластинки может быть второго, третьего порядка.

В анатомическом строении обнаруживается внутренняя дифференцировка тканей. Хорошо развита проводящая система стебля и корня. Есть настоящие корни. Папоротники — первые сосудистые растения. Это растения, у которых есть сосудистая, или проводящая, ткань, т. е. ткани ксилемы и флоэмы.

Половые органы, как и у всех высших, — многоклеточные. Имеется чередование поколений в жизненном цикле. Преобладающее поколение — спорофит (2n). Зеленые растения — бесполое поколение, спорофит (2n).

Гаметофит (n) в виде сердцевидной пластинки. Продолжительность его жизни — один вегетационный период. Сперматозоиды — 4-жгутиковые.

Почти все папоротники — *равноспоровые растения*. Разноспоровыми являются водные папоротники, например сальвиния плавающая.

Мужские и женские гаметофиты, или заростки, развиваются из микро- и мегаспор, которые образуются в микро- и мегаспорангиях на нижней поверхности листовой пластинки. Гаметофиты образуют ♂ и ♀ гаметы. После оплодотворения развивается зигота, из зиготы — многолетний спорофит.

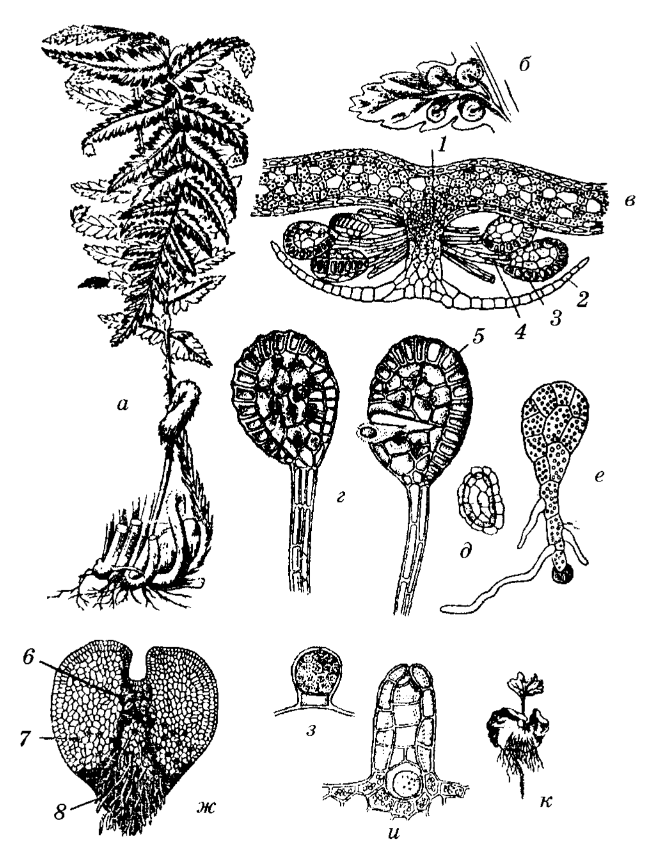


Рис. 92. Щитовник мужской: *а* — спорофит; *б* — часть вайи с сорусами; *в* — поперечный срез через сорус; *г* — спорангий; *д* — спора; *е* — молодой гаметофит; *ж* — зрелый гаметофит-заросток; *з* — антеридий; *и* — архегоний; *к* — молодой спорофит. *1* — плацента; *2* — индузий (покрывальце соруса); *3* — спорангий; *4* — ножка спорангия; *5* — кольцо утолщения; *6* — архегоний; *7* — антеридий; *8* — ризоиды

В Подмосковье наиболее часто встречаются папоротники щитовник мужской — рассеченность листа до второго порядка, лист овальный; папоротник женский — рассеченность до третьего порядка; орляк — с трехсложным листом, произрастает в сосновых лесах; папоротник игольчатый — рассеченность до третьего порядка, лист треугольной формы.

Папоротник щитовник мужской используется в медицине (глистогонное средство).

Цикл развития папоротников
(на примере папоротника щитовник мужской) (рис. 93)

Взрослое растение является спорофитом (2n) — это травянистое растение с хорошо развитым коротким и толстым корневищем с придаточными корнями. От корневища отходят крупные зеленые вайи. Сформировавшийся лист достигает длины 1,5 м.

Летом на нижней стороне вайи образуются *сорусы* — собрания спорангиев. В спорангиях происходит мейоз и образуются гаплоидные споры (n). Споры — клетки бесполого размножения. При созревании спорангии вскрываются и споры высыпаются. Из гаплоидных (n) спор образуются гаплоидные заростки (n), или гаметофиты (половое поколение). *Заросток* — сердцевинная пластиночка размером с однокопеечную монету, зеленого цвета. На нижней стороне заростка — ризоиды. На заростке образуются архегонии (n) в области выемки и антеридии (n) в области ризоидов. Оплодотворение происходит при наличии капельно-жидкой среды. Сперматозоиды подплывают к архегониям и сливаются с яйцеклеткой.

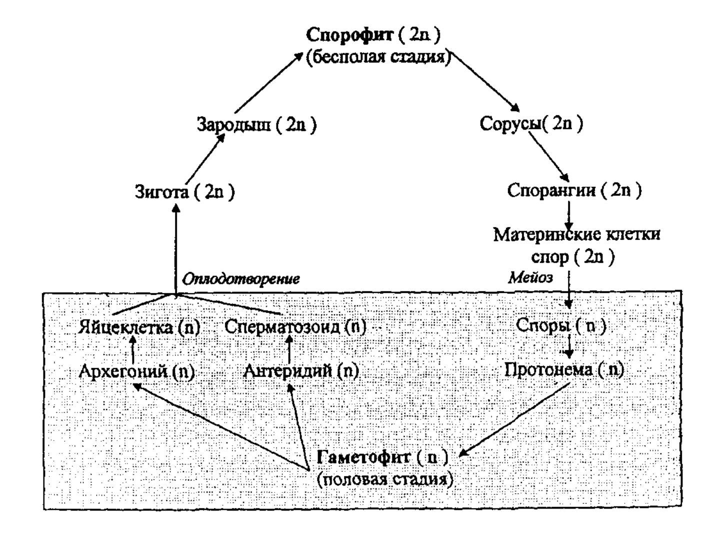


Рис. 93. Схема жизненного цикла папоротника щитовника мужского

Из зиготы образуется зародыш (2n). Зародыш связан с гаметофитом, пока не образуются корни, затем становится самостоятельным.

Отдел Плауновидные

Плауновидные — одна из наиболее древних групп растений. Насчитывают около 200 видов плаунов. Современные плауны — это многолетние травянистые вечнозеленые растения, тропические виды в основном эпифиты.

Внешнее строение: побеги ползучие, ветвление дихотомическое или вильчатое (самый древний тип ветвления). Листья чешуевидные мелкие, микрофиллия, спирально расположенные на побегах. Стебли стелющиеся по земле и приподнимающиеся. Плауны имеют подземное корневище и придаточные корни.

Побеги заканчиваются спороносными колосками (рис. 94), все ткани колоска диплоидны (2n). На спорофилах (листочках) находятся спорангии. В них происходит мейоз и образуются гаплоидные споры (n). Споры опадают на землю. Прорастают споры через пять лет, давая начало обоеполым гаметофитам. Гаметофит у плаунов размером 0,5 см, не имеет хлорофилла. До первого оплодотворения и образования зародыша проходит около 22 лет. Гаметофит существует только в симбиозе с грибами. Сперматозоиды двухжгутиковые, образуются в антеридиях; яйцеклетки — в архегониях, там же происходит оплодотворение. Из зиготы (2n) образуется спорофит (2n).

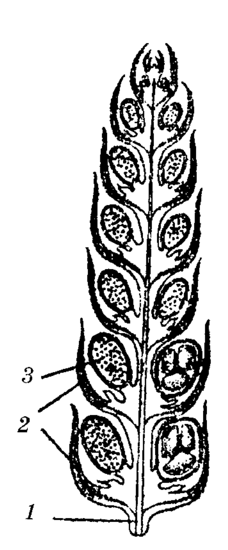


Рис. 94. Продольный разрез спороносного колоска плауна: *1* — ось колоска; *2* — микроспорофиллы; *3* — спорангий со спорами

В *анатомическом строении* на поперечном срезе стебля обнаруживаются структуры, напоминающие концентрический сосудисто-волокнистый пучок и кору. Проводящие элементы ксилемы — трахеиды. Элементы флоэмы — ситовидные трубки.

Плауновидные имеют равноспоровые и разноспоровые формы.

Цикл развития плауновидных на примере плауна булавовидного

Спорофит плауна (2n) имеет ветвящееся подземное корневище с придаточными корнями, от него отходят надземные побеги. Стебли ползучие, с дихотомическим ветвлением, высотой до 25 см. Листья мелкие, чешуйчатые, расположены по спирали. Верхушечные побеги заканчиваются верхушечными почками или спороносными колосками — стробилами. На спороносном колоске располагаются специализированные листья — спорофиллы, желтого цвета, с широким основанием и заостренной верхушкой. В основании спорофилла есть спорангий, в котором образуются споры, одинаковые по форме и величине. После прорастания споры плауна дают начало обоеполым заросткам. Гаметофит (n) — нефотосинтезирующий многоклеточный заросток, вступает в симбиоз с почвенными грибами. На заростке образуются антеридии (мужские половые органы) и архегонии (женские половые органы). В антеридиях образуются двухжгутиковые сперматозоиды, в архегониях — подвижные яйцеклетки. После оплодотворения образуется зигота, из которой формируется взрослое растение-спорофит.

Значение плаунов. Споры плауна булавовидного — ликоподий — можно использовать как детскую присыпку; плаун баранец (фармакопейное растение) — как антиалкогольное средство. Наиболее известные представители отдела Плауновидных: плаун булавовидный (на верху вертикального побега — два колоска), плаун горечный (на верху вертикального побега — один колосок), плаун сплюснутый (на верху вертикального побега — три и более колосков).

Отдел Хвощевидные

Отдел представлен единственным родом, включающим 15 видов. Все хвощи — многолетние травянистые растения, произрастают во влажных или заболоченных лесах.

Внешнее строение: имеют корневища и придаточные корни. Стебель членистый с мутовчато отходящими от узлов ветвями. Листья мелкие и чешуевидные. В клетках хвощей откладываются кристаллы кремнезема, что придает растению жесткость. Хвощ образует два типа побегов (из почек корневища): весной — *этиолированные* (нефотосинтезирующие) побеги, которые являются спороносными; летом — зеленые фотосинтезирующие, *ассимилирующие*.

Анатомическое строение: на поперечном срезе стебля видна центральная полость и несколько периферических воздухоносных полостей. Проводящие элементы ксилемы — трахеиды, сосуды. Элементы флоэмы — ситовидные трубки, паренхимные клетки.

Хвощевидные — равноспоровые растения.

Цикл развития хвощей на примере хвоща полевого

Спорофит хвоща (2n) имеет подземное корневище, от которого отходят придаточные корни. На корневищах некоторых хвощей образуются клубни, которые представляют собой утолщенное и видоизмененное междоузлие. Клетки клубней крупнее и заполнены крахмальными гранулами. От горизонтальных корневищ вертикально отходят надземные побеги. Надземные побеги однолетние, подземные — многолетние. На побегах видны узлы и вытянутые междоузлия. От узлов отходят мутовчато расположенные боковые веточки. Листья хвощевидных редуцированы до чешуек. Спороносные колоски (спорофиты — 2n) имеют расширенную полую ось, на ней находятся споролистики шестиугольной

формы. Под ними формируется мешочек — спорангий. Здесь происходит мейоз и образуются споры (n). Споры имеют элатеры (ленты). Элатеры при созревании сплетаются группами, споры высыпаются и прорастают в заросток (гаметофит — n). Заростки хвощей зеленые, свободноживущие. Гаметофиты хвощей одно- или обоеполые, нитевидной формы. На них образуются антеридии и архегонии. Для оплодотворения необходима вода; сперматозоид со жгутиками доплывает к яйцеклетке, происходит оплодотворение. Из зиготы (2n) образуется зародыш, который некоторое время связан с гаметофитом. Затем зародыш прорастает в спорофит (2n).

Наиболее распространенные виды хвощевидных: хвощ полевой, хвощ луговой, хвощ лесной.

Семенные растения

Отдел Голосеменные

Отдел Голосеменные насчитывает около 700 видов растений. Голосеменные в основном вечнозеленые деревья, реже — кустарники; травянистых форм нет. У голосеменных семяпочки расположены открыто. Листья — игловидные, многолетние.

Все представители голосеменных — разноспоровые, т. е. образуют мегаспоры и микроспоры. Женские мегаспоры прорастают в многоклеточные женские гаметофиты. Мужские микроспоры прорастают в мужские гаметофиты, состоящие из двух клеток, представляющих собой *пыльцу*. Стадия гаметофита (n) очень редуцирована.

Цикл развития голосеменных можно разделить на четыре этапа:

1. Микроспорогенез — образование мужского гаметофита, микрогаметогенез.
2. Мегаспорогенез — образование женского гаметофита, мегагаметогенез.
3. Опыление и оплодотворение.
4. Формирование семени.

1. Взрослое растение сосны — однодомное, является спорофитом (2n). В мае у основания ее молодых побегов образуются пучки желтоватых мужских шишек. Каждая шишка имеет ось, к которой прикрепляются *микроспорофиллы* (гомологи тычинок). На микроспорофиллах есть по два микроспорангия. В них из диплоидных материнских клеток образуются гаплоидные микроспоры (n). Микроспоры покрыты двумя оболочками: интиной (внутренней) и экзиной (наружной). Между оболочками в результате расслоения образуется два воздухоносных мешка. Микроспора (n) имеет вегетативную и антеридиальную клетки. Вегетативная клетка образует пыльцевую трубку, антеридиальная клетка — два спермия. Зрелая микроспора — это пыльцевое зерно, или *мужской гаметофит*. Мужской гаметофит продуцирует гаметы — два спермия.

2. Женские шишки красноватого цвета и собраны по одной или три на концах молодых побегов. Каждая шишка имеет ось, от которой отходят укороченные видоизмененные побеги двух типов: бесплодные (кроющие) и семенные (с двумя семязачатками). Семязачаток (2n) состоит из нуцеллуса (2n) — центральная часть, интегумента — покров. Нуцеллус — это мегаспорангий (2n). В нем есть одна археспориальная клетка (2n), которая делится мейозом и образует четыре мегаспоры (n). Три из них отмирают. Одна мегаспора (n) многократно делится митозом, и образуется новая ткань эндосперм (n). В ткани эндосперма (n) образуются два архегония (n), в них формируется яйцеклетка (n). Эндосперм и два архегония — это *женский гаметофит* сосны.

3. Пыльца переносится ветром на семязачаток, где улавливается густой жидкостью из пыльцевхода. При подсыхании жидкости пыльца втягивается через микропиле (пыльцевход). Между опылением и оплодотворением проходит один год. В течение этого года вегетативная клетка пыльцы прорастает в пыльцевую трубку до архегония. В конце пыльцевой трубки непосредственно перед оплодотворением образуются два спермия из антеридиальной клетки. Спермии без жгутиков. Один спермий сливается с яйцеклеткой, а другой отмирает. Из зиготы (2n) образуется зародыш (2n). Зародыш — это миниатюрный спорофит (2n). Зародыш состоит из корешка, стебелька и нескольких семядолей (5—12).

4. После оплодотворения семязачаток превращается в семя. Семя состоит из семенной кожуры (покровы семязачатка), эндосперма (n) и зародыша (2n).

Семена созревают осенью, на второй год после опыления. После созревания семян семенные чешуйки шишек раскрываются, семена высыпаются. Семена имеют прозрачное крылышко, переносятся ветром.

Цикл развития сосны обыкновенной (рис. 95)

Сосна обыкновенная — это дерево высотой до 20—40 м. Взрослое растение имеет мощную стержневую корневую систему. Побеги имеют моноподиальное ветвление. Стебель имеет сложное строение благодаря длительному функционированию двух меристем: камбия и феллогена. По аналогичному строению сходен со стеблями древесных покрытосеменных со вторичным утолщением. Существенное различие заключается в том, что в ксилеме нет сосудов, есть только трахеиды, во флоэме нет клеток-спутниц, есть так называемые альбуминовые клетки (выполняющие сходную функцию, но отличающиеся по происхождению). Кора и древесина содержат много смоляных ходов.

Побеги у сосны двух типов: удлиненные и укороченные. На удлиненных побегах развиваются бурые чешуевидные листья, в пазухах которых развиваются укороченные побеги. Каждый укороченный побег несет два листа — хвоины. Хвоины живут полтора-два года, затем опадают вместе с побегом. Хвоины покрыты эпидермой с толстым слоем кутикулы. Стенки клеток эпидермы утолщенные и одревесневшие. Устьица

глубоко погружены в ткань листа. В центре хвоины расположены два коллатеральных закрытых пучка. Особенности строения позволяют сосне обитать в засушливых местах и переносить значительное переохлаждение.

Сосна обыкновенная является однодомным растением. Весной на одном дереве образуются и мужские, и женские шишки. *Мужские шишки* желто-зеленого цвета, располагаются у основания молодых побегов. Они образуются в пазухах чешуевидных листьев вместо укороченных побегов. Мужская шишка представляет ось со спирально расположенными микроспорофиллами. В мужских шишках формируются пыльцевые зерна, состоящие из двух клеток: вегетативной и генеративной. Генеративная клетка образует две мужские гаметы — спермии (n). Пыльца переносится ветром на женские шишки.

Женские шишки красноватого цвета, образуются в пазухах чешуевидных листьев по одной — три на концах молодых побегов. Женская шишка представляет собой ось, на которой расположены чешуйки двух типов: бесплодные (кроющие) и семенные. У основания каждой семенной чешуи находятся два семязачатка. В центре семязачатка развивается эндосперм (n). Эндосперм образуется из мегаспоры (n), в его ткани образуется два архегония (n). В каждом архегонии формируется яйцеклетка. Эндосперм с двумя архегониями — женский гаметофит. Процесс от опыления до оплодотворения (от попадания пыльцы на женские шишки до проникновения внутрь семязачатка) длится около 13 месяцев. Из оплодотворенной яйцеклетки — зиготы (2n) развивается зародыш, а из всего семязачатка — семя. Зрелое семя соединяет в себе гаметофит (женский эндосперм) и спорофит (2n). Кожура семени и перисперм — часть материнского спорофита (2n). Семена формируются в течение семи — девяти месяцев и после созревания высыпаются из шишек. Семена имеют прозрачное крылышко и могут распространяться ветром.

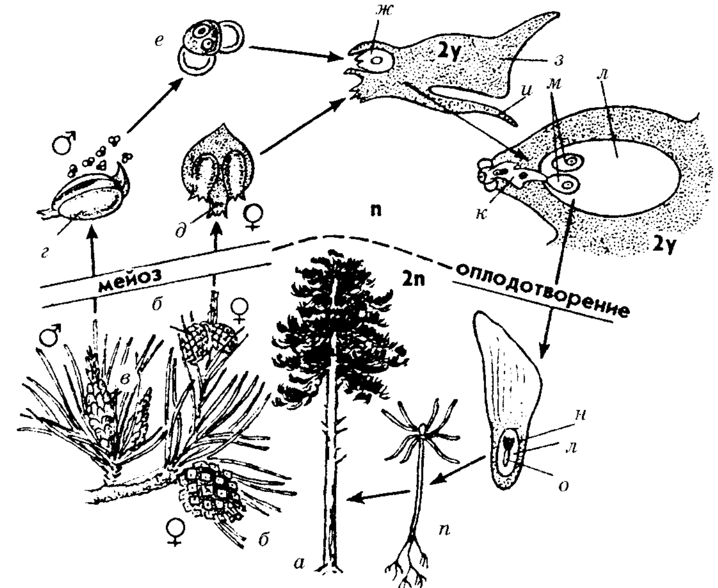


Рис. 95. Чередование поколений в жизненном цикле голосеменных на примере сосны обыкновенной *(Pinus sylvestris)*: *а* — взрослый спорофит; *б* — женская шишка (зрелая и незрелая); *в* — мужская шишка; *г* — микроспорофилл с микроспорангиями, рассеивающими пыльцевые зерна; *д* — мегаспорофилл (семенная чешуя) с мегаспорангиями (семязачатками); *е* — пыльцевое зерно с развивающимся мужским гаметофитом, состоящим на этой стадии из 2 клеток; *ж* — семязачаток, в котором мегаспора начинает развиваться в женский гаметофит; *з* — семенная чешуя; *и* — кроющая чешуя; *к* — зрелый мужской гаметофит, представленный пыльцевой трубкой с четырьмя ядрами, одно из которых выполняет роль гаметы; *л* — женский гаметофит (превращающийся позднее в гаплоидный эндосперм); *м* — архегонии со сформировавшейся яйцеклеткой (из которых развивается только один); *н* — семя, снабженное летучкой, в разрезе; *о* — зародыш; *п* — проросток

Отдел Голосеменные подразделяют на шесть классов:

1. *Класс Семенные папоротники* — первые голосеменные. Все вымерли.
2. *Класс Беннетиты*. Предки покрытосеменных. Имели обоеполые шишки, все вымерли.
3. *Класс Саговниковые*. Растения похожи на пальмы. Саговниковые — двудомные растения. Мужские и женские шишки образуются на разных особях.
4. *Класс Гинкговые*. Единственный представитель — гинкго двулопастный. Листовая пластинка вееровидной формы, двулопастная, с древним дихотомическим типом жилкования. Сперматозоиды подвижные.
5. *Класс Гнетовые*. Эфедра хвощевая (получают спазмолитическое вещество эфедрин), вельвичия удивительная — имеет всего два очень длинных листа, растущие всю жизнь.
6. *Класс Хвойные* — наиболее обширный и распространенный класс. В него входят:

Семейство Сосновые (сосна, ель, пихта, лиственница). Сосна обыкновенная — хвоинки по паре, сосна сибирская — хвоинки по пять штук (в народе называется кедром, семена сосны сибирской — кедровые орешки).

Семейство Кипарисовые (кипарис, можжевельник). У можжевельников после оплодотворения чешуи мегаспорофиллов становятся мясистыми, срастаются, образуя «шишкоягоду».

Семейство Тисовые (тис ягодный).

Отдел Покрытосеменные, или Цветковые

Этот отдел очень широко распространен и насчитывает около 250 тысяч видов. Существуют в большинстве типов экосистем, в том числе в водных (кувшинки, кубышки, рдест, элодея). Считается, что цветковые растения возникли в меловом периоде; имеют цветки и плоды.

Цветок — это видоизмененный, укороченный, ограниченный в росте спороносносный побег, выполняющий функцию бесполого и полового размножения. При формировании цветка микроспоролистики превращаются в тычинки, мегаспоролистики — в пестик.

В цикле развития преобладает бесполое поколение (спорофит — 2n); гаметофит сильно редуцирован: мужской гаметофит — зрелое пыльцевое зерно или пыльца, женский гаметофит — восьмиклеточный зародышевый мешок. Характерно двойное оплодотворение. Сливаются:

яйцеклетка (n) + спермий (n) → зародыш (2n);

центральная клетка (2n) + спермий (n) → эндосперм (3n).

Цикл развития покрытосеменных (рис. 96)

Цикл развития Покрытосеменных можно разделить на четыре этапа:

1. Микроспорогенез — формирование мужского гаметофита, микрогаметогенез.
2. Мегаспорогенез — формирование женского гаметофита, мегагаметогенез.
3. Опыление и оплодотворение.
4. Образование семян и плодов.

Микроспорогенез и формирование мужского гаметофита происходит в пыльцевых гнездах пыльника. Микроспорангии (2n) — это гнезда пыльников. В них из каждой диплоидной археспориальной клетки (2n) в результате мейоза образуются четыре гаплоидные микроспоры (n). Микроспора имеет оболочку и ядро. При делении митозом из микроспоры образуется две клетки: вегетативная (n) — крупная и генеративная (n) — мелкая. *Пыльцевое зерно из двух клеток — мужской гаметофит*. Покрыт двумя оболочками — экзиной и интиной. При прорастании пыльцевого зерна (в ходе оплодотворения) образуется два спермия — мужские гаметы (n).

Мегаспорогенез происходит в семяпочках, а также в центральной части — нуцеллусе. Нуцеллус (2n) содержит материнскую археспориальную клетку (2n). После мейоза из нее образуются четыре гаплоидные мегаспоры (n). Три из них отмирают, одна остается. Ядро мегаспоры (n) три раза делится митозом, и формируется восьмиклеточный зародышевый мешок. *Зародышевый мешок* — это *женский гаметофит* (*n*). Строение зародышевого мешка: в центре — центральная клетка (2n); у пыльцевхода — яйцеклетка и две синергиды; на противоположном полюсе — три антиподы. Архегонии полностью редуцировались.

Опыление может быть: самоопыление и перекрестное. Пыльца попадает на рыльце пестика. Вегетативная клетка образует пыльцевую трубку, растет через столбик, микропиле, нуцеллус и достигает зародышевого мешка. Генеративная клетка на конце трубки делится на два спермия. В оплодотворении участвуют оба спермия: один сливается с яйцеклеткой (n) и образует зиготу (2n), из нее образуется зародыш семени; а другой

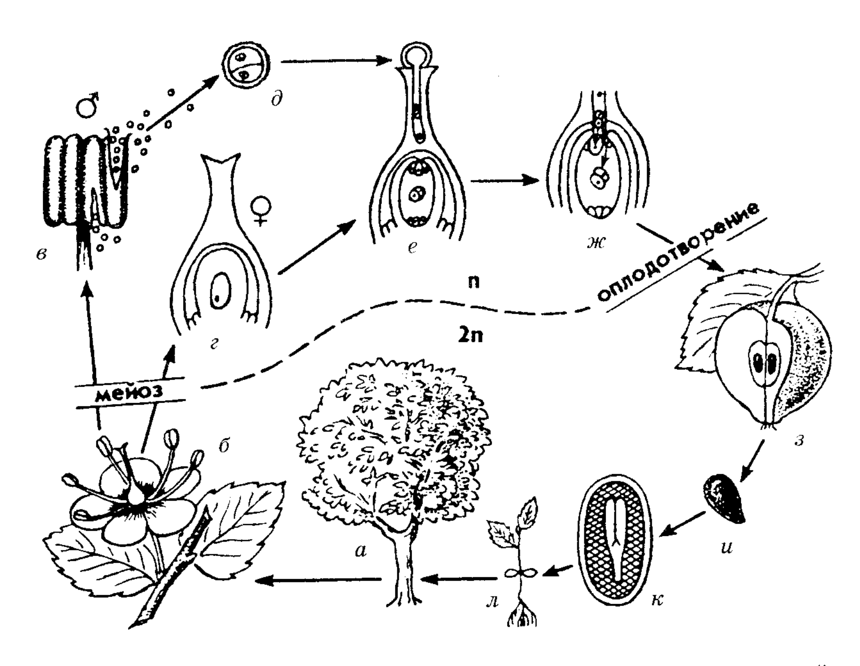
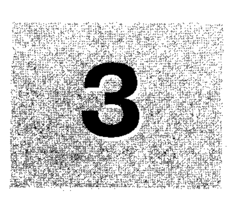


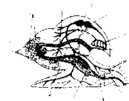
Рис. 96. Чередование поколений в жизненном цикле покрытосеменных растений: *а* — взрослый спорофит; *б* — обоеполый цветок; *в* — пыльник (микроспорофилл), рассеивающий микроспоры; *г* — завязь (видоизмененный мегаспорофилл — плодолистик) с одним семязачатком и одной мегаспорой; *д* — пыльцевое зерно, в котором микроспора формирует 2-ядерный молодой мужской гаметофит; *е* — образование зрелого мужского гаметофита (пыльцевой трубки) и двух мужских гамет — спермиев с параллельным формированием зрелого женского гаметофита (зародышевого мешка) с яйцеклеткой и центральным диплоидным ядром; *ж* — проникновение спермиев в зародышевый мешок с последующим слиянием одного из них с яйцеклеткой, а второго — с центральным ядром (двойное оплодотворение); *з* — плод с семенами; *и* — зрелое семя; *к* — разрез семени с зародышем и окружающим его триплоидным эндоспермом (развивающимся из центрального ядра); *л* — проросток

спермий сливается с центральной клеткой (2n) и образует триплоидную клетку, формирующую впоследствии эндосперм (3n). Процесс участия двух спермиев в ходе оплодотворения открыл в 1898 г. С. Г. Навашин.

Семена образуются из семяпочек: сколько семяпочек было оплодотворено, столько образуется семян. Стенка плода образуется из стенок завязи. Строение семян и плодов смотрите в соответствующем разделе.



ЗООЛОГИЯ



Зоология (от греч. *zoon* — животное, *logos* — учение) — это наука о животных.

Происхождение ее относят к III в. до н. э. и связывают с именем древнегреческого ученого Аристотеля, который написал труд «История животных», где описал 500 видов животных и впервые дал их классификацию.

Зоология изучает строение, жизнедеятельность, развитие, образ жизни животных, их видовой состав, распространение, происхождение, значение в природе и жизни человека.

Современная зоология — это система наук о животных. По объектам исследования она подразделяется на:

1) *протозоологию* (изучает одноклеточных животных);
2) *зоологию беспозвоночных*: гельминтология (изучает паразитических червей); малакология (изучает моллюсков); карцинология (изучает ракообразных); акарология (изучает клещей); арахнология (изучает паукообразных); энтомология (изучает насекомых);
3) *зоологию позвоночных*: ихтиология (изучает рыб и круглоротых); герпетология (изучает земноводных и пресмыкающихся); орнитология (изучает птиц); териология (изучает млекопитающих).

Царство животных самое многочисленное. Современная фауна включает около 2 млн видов. У животных имеются различные приспособления к средам обитания, которые наблюдаются в их строении и образе жизни.

Животные на Земле обитают не изолированно друг от друга. В процессе исторического развития животного мира между видами в природе сложились различные взаимоотношения (как приспособление к выживанию), основанные прежде всего на пищевых связях, месте обитания. Животные взаимосвязаны не только между собой, но и с другими организмами: растениями, грибами, бактериями. Вместе они образуют природные сообщества.

Классификация животного мира

Царство Животные подразделяется на огромное количество групп, различающихся в порядке усложнения организации (от низших к высшим), что отражает общее направление исторического развития животного мира на Земле. Система животного мира была создана в конце XVII — первой половине XVIII в. в работах английского ученого Джона Рея и шведского естествоиспытателя Карла Линнея, разработавшего принцип бинарной номенклатуры названий видов животных и растений.

Основные классификационные единицы (таксоны) животных:

ЦАРСТВО → ПОДЦАРСТВО → ТИП → КЛАСС → ОТРЯД → СЕМЕЙСТВО → РОД → ВИД.

Основная единица систематики — это *вид*. Вид в зоологии — это группа отдельных животных, сходных между собой по строению, жизнедеятельности, обитающих на определенной территории и дающих плодовитое потомство.

Каждое отдельное животное, имеющее только ему присущие особенности строения и поведения, называют *особью*.

Сходные виды объединяются в *роды*. Роды объединяются в *семейства*. Животные семейства входят в *отряды*. Более крупные систематические группы животных — *классы*, *типы*, которые входят в состав царства.

Царство (самая высшая систематическая группа) животных включает два *подцарства*: Одноклеточные животные, или Простейшие, и Многоклеточные животные, которые объединяют более 20 типов и несколько сотен классов.

Пример: камышовый кот, дикая кошка, домашняя кошка — первое слово «домашняя» — вид, второе слово «кошка» — род. Они объединяются в семейство Кошачьи → отряд Хищные → класс Млекопитающие (Звери) → тип Хордовые → подцарство Многоклеточные → царство Животные.

Подцарство Одноклеточные животные, или Простейшие

Простейшие — животные, тело которых состоит из одной эукариотической клетки, выполняющей функции целостного организма (питание, движение, размножение, защита от неблагоприятных условий среды).

Простейшие — это организмы на клеточном уровне организации. Имеют микроскопические размеры. Живут во всех водоемах, во влажной почве, в органах растений, животных и человека.

Впервые простейшие были обнаружены голландским ученым Антони ван Левенгуком (1675 г.), который явился основоположником науки микробиологии. Особенно много простейших было обнаружено в настоях трав (от лат. *infusum* — настойка), поэтому их называли инфузориями. В первой классификации животных Карла Линнея (1759 г.) простейшие

Классификация простейших

Тип	Подтип	Представители
Саркомастигофора	Саркодовые	Амебы (амеба обыкновенная, кишечная амеба, дизентерийная амеба) Раковинные амебы (арцелла, диффлюгия) Фораминиферы Радиолярии (лучевики) Солнечники
	Жгутиконосцы	Эвгленовые (эвглена зеленая) Вольвоксовые (вольвокс) Кинетопластиды (бодо, лейшмания, трипаносома) Дипломонады (лямблия) Трихомонадовые (трихомонада кишечная и урогенитальная) Опалина лягушачья
Апикомплекса	Споровики	Кровяные споровики (малярийный плазмодий) Кокцидии (эймерия, токсоплазма) Грегарины
Инфузории	Ресничные	Инфузория-туфелька, инфузория-трубач, стилонихии (брюхоресничная инфузория), сувойка, дидиниум, бурсария, балантидий, гусек

были отнесены к классу червей. Только в XIX в. Альберт Келликер и Карл Теодор Зибольд выделили их в самостоятельный тип *Protozoa*. В 1980 г. простейшие были объединены в подцарство одноклеточных и подразделены на семь типов: *саркомастигофоры, апикомплексы, микроспоридии, миксоспоридии, инфузории, лабиринтулы, асцетоспоровые*. В основу классификации на типы положены принципы строения их ядерного аппарата, органелл движения, типов размножения и жизненных циклов. Более подробно в книге дана характеристика только трех типов простейших: саркомастигофор, апикомплексов и инфузорий.

Общая характеристика простейших

Строение клетки простейших характеризуется всеми основными признаками клеточного строения эукариот. Она состоит из одного или нескольких ядер, цитоплазмы, ограниченной снаружи мембраной.

Наружные покровы обеспечивают форму тела.

1. Форма тела *непостоянная:* клетка ограничена только цитоплазматической мембраной (амеба).
2. Форма тела *постоянная:*
   плотная эластическая оболочка (пелликула), образующаяся за счет уплотнения периферического слоя эктоплазмы и наличия опорных фибрилл (жгутиконосцы, споровики и инфузории);
   клеточная стенка из полисахаридов — целлюлозы, пектина и т. д. (растительные жгутиконосцы);
   наружные (раковина) и внутренние (капсулы, иглы) скелеты из органических веществ, известняка или кремнезема (фораминиферы, лучевики).

Цитоплазма подразделяется на два слоя: *эктоплазму* — наружный, прозрачный, более плотный и *эндоплазму* — внутренний, зернистый, подвижный, содержащий все клеточные органеллы и ядро.

Движение простейших осуществляется с помощью ложноножек, или псевдоподий (амебовидное), — временных выпячиваний мембраны, создающих ток цитоплазмы и обеспечивающих передвижение по субстрату (амебы). *С помощью жгутиков или ресничек* (нитевидные выросты цитоплазмы, покрытые снаружи цитоплазматической мембраной, внутри которых в определенном порядке расположены микротрубочки). Жгутик крепится в цитоплазме при помощи базального тельца — кинетосомы; производит вращающее движение, а реснички — гребное. Обеспечивают плавание в толще воды (жгутиконосцы, инфузории).

Выделение (осморегуляция) происходит через всю *поверхность тела* (жидкие продукты обмена веществ) при помощи *сократительных* (пульсирующих) *вакуолей* (у пресноводных), число которых колеблется от одной до двадцати. Сократительная вакуоль представляет собой пузырек в цитоплазме, регулярно заполняющийся жидкостью, которая затем удаляется наружу через пору в мембране клетки. Основная функция сократительных вакуолей — регуляция осмотического давления в цитоплазме.

Дыхание происходит: через цитоплазматическую мембрану всей поверхностью тела за счет диффузии газов; частично при участии сократительных вакуолей; у паразитов, обитающих в среде, лишенной кислорода, дыхание анаэробное.

Питание. По типу питания простейшие разнообразны и делятся на:
автотрофные — содержат в цитоплазме хлоропласты, число и форма которых сильно различаются в отдельных группах;
гетеротрофные — образуют пищеварительные вакуоли, которые формируются в процессе фагоцитоза и пиноцитоза. В пищеварительных вакуолях под действием ферментов происходит переваривание пищи и перенос молекул питательных веществ через мембрану в цитоплазму (внутриклеточное пищеварение). Непереваренные остатки выводятся во внешнюю среду (амебы, инфузории);
миксотрофные — смешанный тип питания, например эвглена, на свету

происходит фотосинтез в хлорофилловых зернах (хроматофорах), а в темноте образуются пищеварительные вакуоли, как у животных.

Ядерный аппарат состоит из одного или нескольких ядер, которые регулируют обменные процессы и обеспечивают размножение. У некоторых многоядерных простейших (инфузории, фораминеферы) различают два типа ядер: генеративные (участвуют в половом процессе) и вегетативные (регулируют все жизненные процессы в клетке). Большинство простейших — одноядерные.

Размножение:

бесполое — осуществляется путем деления клетки на две или множество клеток при митотическом делении ядер;

половое — происходит с образованием половых клеток — гамет. Может осуществляться двумя путями:

копуляция — слияние ядер и цитоплазмы гамет родительских организмов с образованием зиготы, из которой развивается новый организм;

конъюгация — обмен генетической информацией, заключенной в ядрах, без слияния цитоплазмы двух особей (инфузория).

Простейшие при неполном разделении цитоплазмы формируют *колонии*. Каждая клетка колонии сохраняет способность к размножению.

Простейшие обладают *раздражимостью* — свойством всех живых организмов отвечать на действия раздражителей: свет, температуру, химические вещества, механические воздействия и т. д. Ответом на раздражение обычно служит движение (таксис). При положительном таксисе организмы перемещаются в направлении действия фактора (например, к свету). При отрицательном таксисе — в противоположном направлении (от света). Благодаря раздражимости одноклеточные животные избегают неблагоприятных условий, находят пищу, особей своего вида.

В неблагоприятных условиях или перед делением некоторые простейшие способны *инцистироваться*, т. е. образовывать вокруг тела плотную защитную оболочку. В форме *цист* организмы переживают неблагоприятные условия, а также расселяются.

Развитие простейших характеризуется *жизненным циклом*, который представляет собой циклически повторяющийся отрезок развития вида между двумя одноименными фазами (например, от зиготы до зиготы). В дальнейшем будут рассмотрены более подробно различные типы жизненных циклов простейших.

Тип саркомастигофоры

Представители *подтипа саркодовые, класс корненожки, отряд амебы* не обладают постоянной формой тела (оно покрыто только цитоплазматической мембраной, поэтому постоянно меняется). Движение и питание осуществляется с помощью ложноножек. Форма и количество ложноножек у разных видов неодинаково.

Обитают на дне пресных стоячих водоемов, во влажной почве, где питаются одноклеточными водорослями и бактериями. Некоторые виды паразитируют у человека и животных. Представитель свободноживущих — *амеба обыкновенная* (рис. 97).

Способ питания — *фагоцитоз* (и *пиноцитоз*):

ложноножки «обтекают» пищевую частицу (бактерии, водоросли и т. д.) со всех сторон и смыкаются, образуя пищеварительную вакуоль;

вакуоль сливается с лизосомами, содержащими пищеварительные ферменты;

происходит внутриклеточное переваривание пищи и перенос питательных веществ в цитоплазму.

В теле амебы одновременно может присутствовать несколько пищеварительных вакуолей. Непереваренные остатки пищи выбрасываются во внешнюю среду, при этом вакуоль сливается с наружной мембраной клетки в любом месте поверхности тела.

Сократительная вакуоль — это постоянно растущий за счет накопления излишков воды мембранный пузырек. Достигнув определенных размеров, вакуоль соединяется с клеточной мембраной в любом месте поверхности тела амебы, и ее содержимое выводится наружу. Внутри клетки формируется новая сократительная вакуоль. Скорость наполнения сократительной вакуоли зависит от температуры воды и концентрации растворенных в ней солей. Основная функция сократительной вакуоли — *осморегуляция*. У морских и паразитических амеб сократительных вакуолей нет.

Жидкие продукты обмена веществ удаляются через всю поверхность тела амебы и частично с помощью сократительной вакуоли.

Газообмен осуществляется через всю поверхность тела путем диффузии.

Размножается амеба только бесполым путем — делением, которому предшествует митотическое деление диплоидного ядра. При неблагоприятных условиях инцистируется. Цисты переносятся течением, ветром на большие расстояния.

В кишечнике человека и домашних животных обитает множество видов амеб. Часть из них не причиняет вреда хозяевам, так как являет-

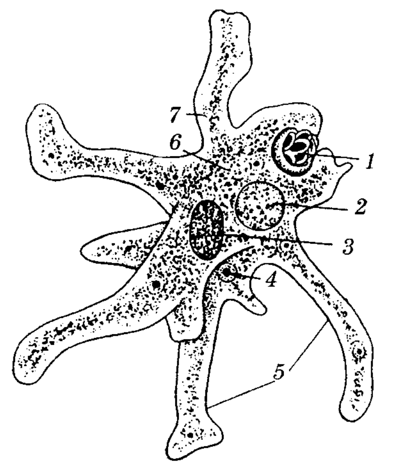


Рис. 97. Строение амебы: *1* — пищеварительная вакуоль; *2* — сократительная вакуоль; *3* — ядро; *4* — пищеварительная вакуоль; *5* — псевдоподии; *6* — эндоплазма; *7* — эктоплазма

ся их «квартирантами» (комменсалами). Но среди кишечных амеб имеются и паразитические виды, например *дизентерийная амеба*. У человека паразитирует в четырех формах: вегетативная малая, вегетативная крупная, тканевая форма, циста. В организм человека дизентерийная амеба попадает на стадии цисты. Заражение происходит через немытые овощи, фрукты, некипяченую воду. В кишечнике под воздействием ферментов оболочка цисты растворяется, и в просвет кишечника выходят малые вегетативные формы, которые живут в просвете толстой кишки. Для человека они непатогенны, то есть питаются здесь бактериями и содержимым кишечника. После размножения вегетативные малые формы инцистируются и выводятся во внешнюю среду.

Для возникновения заболевания требуется два основных условия: ослабление иммунной системы организма и нарушение кишечной микрофлоры. В этих условиях малая вегетативная форма превращается в крупную, то есть увеличивается в размерах и приобретает способность выделять протеолитические ферменты, с помощью которых крупная вегетативная форма разрушает кишечный эпителий, проникает в толщу стенки кишечника, вызывая образование язв. При изъязвлении кишечника разрушаются кровеносные сосуды, и амебы могут заноситься с током крови в печень, головной мозг, селезенку, вызывая гнойные очаги.

При затихании патологического процесса в кишечнике больного большая вегетативная форма попадает вновь в просвет кишечника и превращается в малую форму, способную образовывать цисты. Диагностика заболевания основывается не только на клинических, но и лабораторно-копрологических данных. В мазке фекалий при болезни обнаруживаются крупные вегетативные формы с заглоченными эритроцитами или четырехъядерные цисты.

Вследствие изъязвления кишечника развивается тяжелое заболевание — амебная дизентерия (амебиаз). Цисты способны сохраняться во внешней среде. Некоторые люди не страдают от этого паразита, но могут быть цистоносителями.

К свободноживущим амебам относят *раковинные*: *арцелла* (раковина состоит из рогового вещества, блюдцеобразной формы), *диффлюгия* (раковина — из склеенных песчинок, округлой формы). Передвигаются с помощью псевдоподий. Тело заключено в прозрачную раковину, на вогнутой стороне которой находится отверстие — устье, для сообщения с внешней средой. Обитают в пресной воде, болотной почве, сфагновых мхах. Имеют большое значение для почвообразования. Размножаются делением клетки надвое. При этом одна дочерняя клетка остается в материнской раковине, а другая строит новую.

К корненожкам относятся также *морские простейшие — фораминиферы* и *радиолярии (лучевики)*.

Фораминиферы — составная часть как планктона, так и бентоса морей и солоноватых водоемов. Их тело заключено в однокамерную или многокамерную раковину (разнообразной формы, строения, образованную органическим веществом или карбонатом кальция), содержащую многочисленные отверстия. Через отверстия наружу выходят нитевидные, часто переплетающиеся и срастающиеся ложноножки (ризоподии), служащие для захвата пищи и выполняющие двигательную функцию. Известковые раковинки фораминифер с мелового периода мезозойской эры до нашего времени образовали на дне морей и океанов мощные (до нескольких сот метров толщиной) отложения. С течением времени эти отложения превратились в залежи мела и известняка. По раковинкам ископаемых видов фораминифер определяют возраст осадочных горных пород. Они служат также индикаторами при поиске месторождений нефти.

Радиолярии (лучевики) — морские планктонные саркодовые с внутренним скелетом причудливой формы, состоящим из оксида кремния или из сульфата стронция. В теле радиолярий различают два слоя — внутренний и наружный. Они разграничены внутренним скелетом — центральной капсулой, отделяющей эндоплазму от периферической внекапсулярной эктоплазмы. От тела во все стороны отходят тонкие радиальные нити (псевдоподии) и скелетные иглы. Ископаемые скелеты лучевиков образуют осадочные горные породы (кремнистые глины, сланцы, яшмы). Из них изготовляют шлифовальные материалы, используют как поделочные камни (яшмы, опалы).

Солнечники — шаровидные амебы с отходящими во все стороны псевдоподиями (подобно лучам солнца). Псевдоподии (аксоподии) имеют постоянную игольчатую форму за счет присутствия плотной скелетной нити. У некоторых солнечников имеется скелет, составленный из радиально расположенных кремнеземных палочек. Солнечники способны образовывать колонии.

Представители *подтипа жгутиконосцы* обладают постоянной формой тела. Число жгутиков и их расположение на теле неодинаково у разных видов. Они обитают в морях, пресных водах, в почве, а также в организмах животных и растений. По способу питания жгутиконосцев разделяют на растительных (питаются автотрофно и миксотрофно) и животных (питаются гетеротрофно). Движение и захват пищи осуществляются с помощью жгутиков (от одного до множества). Размножение чаще бесполое, путем продольного деления, реже наблюдается половое с образованием гамет с последующей копуляцией. У всех жгутиконосцев, имеющих половой процесс, первые два деления зиготы представляют собой мейоз. Таким образом, диплоидна у них лишь зигота, все же остальные стадии жизненного цикла — гаплоидны. Следовательно, наблюдается зиготическая редукция, в отличие от многоклеточных животных, где мейоз предшествует образованию гамет (гаметическая редукция), и все клетки тела, кроме зрелых половых, — диплоидны.

Эвглена зеленая (рис. 98) обитает в мелких стоячих водоемах, где находится много растворенных органических веществ. Тело эвглены покрыто

пелликулой, имеет веретеновидную форму с закругленным передним концом и заостренным задним концом. На переднем конце тела расположен жгутик, быстрые вращательные движения которого обеспечивают движение. *Миксотрофный* тип питания. На свету питается *автотрофно*: в нескольких десятках хлоропластов, содержащих хлорофилл, осуществляется фотосинтез; запас питательных веществ хранится в виде зерен *парамила* (близкого к крахмалу, но не дающего под действием йода фиолетового окрашивания) и капелек жироподобных веществ; минеральные вещества, кислород и углекислый газ поглощаются из воды всей поверхностью тела. В темноте при наличии в воде растворенных органических веществ питается *гетеротрофно*: теряет хлорофилл и становится бесцветной; пищеварительные вакуоли образуются на дне глотки, расположенной у основания жгутика.

Функцию осморегуляции у эвглены выполняет мелкая сократительная вакуоль, расположенная на переднем конце тела. Выделение и газообмен осуществляются через всю поверхность тела.

Эвглена обладает положительным фототаксисом. Свет улавливается красным *светочувствительным глазком (стигмой)*, расположенным у основания жгутика. Перемещение в более освещенную часть водоема обеспечивает эффективность фотосинтеза.

В задней части тела находится одно ядро с гаплоидным набором хромосом. Размножаются эвглены только бесполым путем — продольным делением клетки на две, при этом ядро делится путем митоза. Базальное тельце делится, а жгутик переходит к одной из дочерних клеток, у другой — образуется заново.

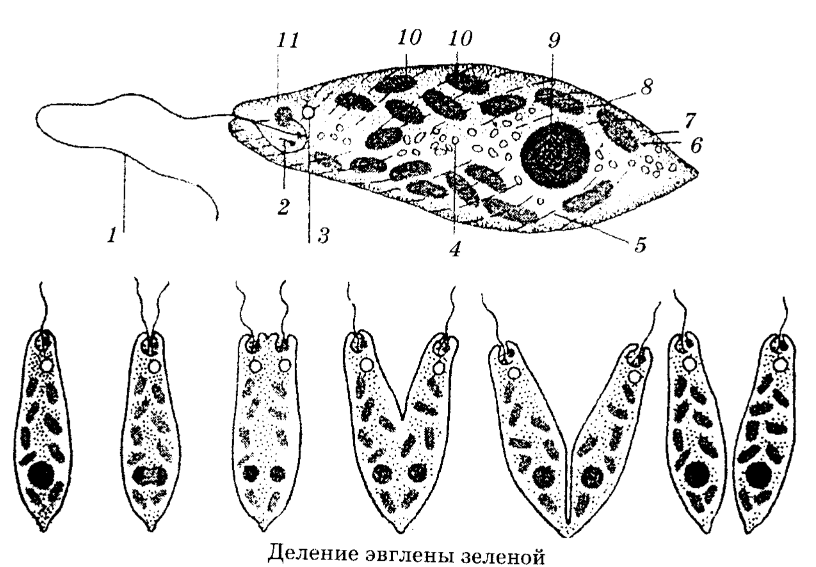


Рис. 98. Строение эвглены зеленой: *1* — жгутик; *2* — короткий жгутик; *3* — сократительная вакуоль; *4* — запасные питательные вещества; *5* — мионема (фибрилла); *6* — эндоплазма; *7* — эктоплазма; *8* — оболочка (пелликула); *9* — ядро; *10* — хлоропласты; *11* — глазок (стигма)

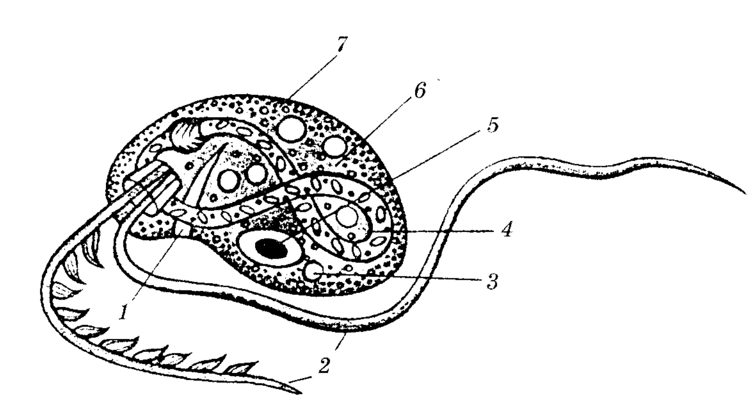


Рис. 99. Строение жгутиконосца бодо: *1* — клеточный рот; *2* — жгутики; *3* — пищеварительная вакуоль; *4* — митохондрия; *5* — ядро; *6* — протоплазма; *7* — мембрана

В неблагоприятных условиях (при высыхании лужи) эвглена инцистируется. Процесс инцистирования заключается в том, что она округляется и выделяет вокруг себя плотную оболочку, предохраняющую от высыхания и других неблагоприятных внешних условий. При смачивании оболочка разрушается, и эвглена вновь переходит к деятельному образу жизни.

Вольвокс — колониальное простейшее, относящееся к растительным жгутиконосцам. Обитает в пресных водоемах, но встречается и в морях. Колония состоит из нескольких десятков тысяч клеток, расположенных в один слой и образующих шар (диаметр до 1 мм), заполненный студенистым веществом. Каждая клетка имеет: грушевидную форму, два жгутика на переднем конце, чашевидный хроматофор, две пульсирующие вакуоли, гаплоидное ядро.

Между собой клетки колонии соединены цитоплазматическими мостиками. Движение колонии обеспечивается согласованной работой жгутиков.

Размножение: *бесполое* — продольное деление клеток обеспечивает формирование дочерних колоний внутри материнской; дочерние колонии освобождаются при разрушении материнской — и *половое* — клетки формируют гаметы, при слиянии которых развивается зигота, она покрывается плотной оболочкой, опускается в глубь колонии и делится мейозом; из образовавшихся клеток формируется дочерняя колония.

Бодо (рис. 99) — живет в загрязненных пресных водоемах. Гетеротрофный жгутиконосец; питается бактериями, одноклеточными водорослями. Тело покрыто плазматической мембраной, под которой находится гибкая белковая пелликула, состоящая из сократительных волокон, при сокращении которых изменяется форма тела. На переднем конце тела расположены два жгутика, за счет которых происходит вращение вокруг продоль-

ной оси. У основания жгутиков у бодо есть клеточный рот, через который происходит захват пищи, подгоняемой потоками воды, образованными вращательными движениями жгутиков. Непереваренные пищевые остатки выделяются через клеточный рот наружу. Дышит кислородом, растворенным в воде, всей поверхностью тела. Размножается (летом) бесполым путем — продольным делением надвое.

Большинство животных жгутиконосцев ведет паразитический образ жизни. Они вызывают множество опасных заболеваний человека и животных.

Трипаносома — возбудитель африканской «сонной» болезни, при отсутствии лечения оканчивается смертью. Паразиты размножаются в крови, лимфе, а позднее в спинномозговой жидкости человека. Природным резервуаром трипаносом служат антилопы, не страдающие от них, а переносчиками — мухи цеце, питающиеся кровью млекопитающих. В конечной стадии заболевания у больного нарастает сонливость за счет прогрессивного поражения нервной системы (отсюда название — сонная болезнь).

Трипаносома имеет жгутик, начинающийся от базального тельца — кинетосомы. Жгутик проходит вдоль тела, соединяясь с ним тонким выростом цитоплазмы, получившей название ундулирующей мембраны, или перепонки. Этот вырост совершает волнообразные движения и служит дополнительным органоидом движения (рис. 100).

Лейшмании — внутриклеточные паразиты. В месте укуса москита на теле человека появляется долго не заживающая язва. В клетках изъязвленной кожи обитают лейшмании. Болезнь называется *лейшманиоз*, или *пендинская язва*. Резервуар лейшмании в природе — грызуны и собаки, а переносчики — москиты.

Лейшмании имеют овальную, заостренную с одного конца, форму. Сбоку или в центре лежит крупное ядро. Свободного жгутика у внутриклеточных лейшманий нет.

Лямблии паразитируют в двенадцатиперстной кишке человека, вызывают тяжелую форму колита. Характерная особенность лямблии — наличие двусторонней симметрии. Тело грушевидной формы: передний конец расширен и закруглен, задний сужен и заострен. Имеет четыре пары жгутиков. По средней линии тела проходят начальные нити (аксонемы) жгутиков. В цитоплазме лежат два крупных ядра. На вентральной поверхности тела находится углубление — присасывательный диск, с помощью которого паразит прикрепляется к клеткам. Вдоль всего тела проходит аксостиль, выдающийся свободным задним концом наружу. Питаются лямблии растворенными веществами, накапливающимися в зоне пристеночного пищеварения, тем самым вызывая механическую блокаду процессов всасывания. Попадая в нижние отделы кишечника, образуют четырехъядерные цисты, которые являются инвазионной стадией для человека.

Трихомонады — паразиты человека. Различают кишечную (в толстом кишечнике) и урогенитальную (в мочеполовых путях) трихомонады. Тело имеет овальную форму с заостренным выростом на заднем конце. От переднего конца отходят четыре свободных жгутика, идущие вперед, и один — направленный назад, который связан с ундулирующей мембраной. Посередине проходит опорный стержень, конец которого выступает на заднем конце тела. Поблизости от ядра расположен клеточный рот (цитостом). В цитоплазме находятся пищеварительные вакуоли, служащие для переваривания бактерий. Возможно также и осмотическое питание. Размножение бесполое, путем продольного деления. Заражение кишечной трихомонадой происходит путем заглатывания цист паразита с загрязненной пищей, водой. Трихомонада мочеполовых органов передается половым путем.

Опалины — крупные, многоядерные паразитические простейшие, живущие в заднем отделе кишечника различных амфибий. Лишены рта и питаются сапротрофно. Тело покрыто большим количеством жгутиков. В жизненном цикле происходит половой процесс по типу копуляции.

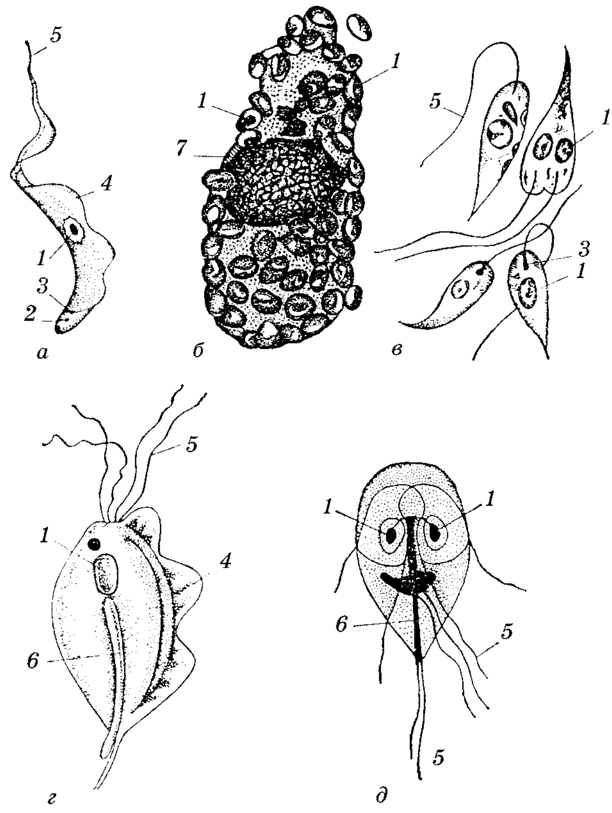


Рис. 100. Виды паразитических жгутиковых: *а* — трипаносома; *б* — лейшмания в ткани; *в* — лейшмания в культуре; *г* — трихомонада; *д* — лямблия. *1* — ядро; *2* — блефаропласт; *3* — базальное зерно жгутика; *4* — ундулирующая мембрана; *5* — свободный конец жгутика; *6* — аксостиль; *7* — ядро клетки, в которой паразитируют лейшмании

Тип апикомплекса

Все представители типа — эндопаразиты животных. Споровики, так же как и жгутиконосцы, — организмы с зиготической редукцией.

Малярийный плазмодий паразитирует в клетках печени и эритроцитах *человека (промежуточного хозяина)*. Основным хозяином плазмодия является комар, в организме которого паразит проходит стадию полового размножения. Клетки плазмодия (спорозоиты) попадают в кровь человека при укусе малярийным комаром. Они внедряются в клетки печени, где многократно делятся (тканевая шизогония), выходят в кровь хозяина и внедряются в эритроциты. Питаясь содержимым эритроцита, паразит растет и снова многократно делится (эритроцитарная шизогония). Выход плазмодия из разрушенных эритроцитов сопровождается попаданием в кровь человека ядовитых продуктов обмена веществ паразита, которые вызывают иммунную реакцию — приступ малярии (повышение температуры тела, лихорадка, судороги). В зависимости от вида возбудителя выход в кровь происходит через одни — трое суток. После нескольких этапов бесполого размножения в эритроцитах образуются клетки — предшественницы гамет — гаметоциты (гаметогония). Для дальнейшего развития паразита необходимо, чтобы гаметоциты попали в организм комара. В желудке комара формируются мужские и женские гаметы, они сливаются, образуя зиготу (копуляция). Далее происходит спорогония, при этом зигота делится мейозом, появившиеся клетки многократно делятся митозом на несколько тысяч спорозоитов, которые выходят в гемолимфу комара, а оттуда попадают в слюнные железы. При укусе самки комара спорозоиты переносятся в организм человека. Цикл повторяется. Малярия — опасное заболевание и при отсутствии лечения приводит к смерти. Действенный метод борьбы с малярией — уничтожение переносчиков (малярийных комаров). С этой целью осушаются водоемы или над ними распыляют ядохимикаты, что приводит к гибели личинок комаров. В последнее время разработаны генетические методы борьбы с комарами. Выловленных самцов комаров стерилизуют и выпускают в природу. Потомство самок, оплодотворенных этими самцами, либо не развивается, либо остается бесплодным.

Грегарина — паразит беспозвоночных животных, особенно членистоногих. Самые крупные из споровиков могут достигать нескольких миллиметров в длину. Снабжены зубчиками или крючками, служащими для прикрепления к клеткам кишечника. Большую часть жизненного цикла — внеклеточные паразиты кишечника или полости тела, реже — половых желез.

Эймерия — паразитическое простейшее, относится к классу кокцидий. Поселяется в клетках кишечника или желудка кроликов, кур и других животных. Заболевшие животные отказываются от корма и погибают. Известны случаи кокцидиоза и у людей.

Токсоплазма — возбудитель токсоплазмоза человека, грызунов и других видов млекопитающих, а также птиц, который поражает разнообразные ткани и клетки своих хозяев. Жизненный цикл состоит из двух фаз:

кишечной и тканевой. Кишечная фаза цикла развития токсоплазмы наблюдается у окончательных хозяев (семейство кошачьих). Включает: шизогонию, гаметогонию и спорогонию. Тканевая фаза цикла токсоплазмы наблюдается в кишечнике промежуточного хозяина (человека или других млекопитающих, а также птиц).

Тип инфузории (ресничные)

Инфузории — наиболее высокоорганизованные простейшие. Тело покрыто сложно устроенной пелликулой. Органоиды движения — реснички. Ядерный аппарат состоит из двух ядер — большого (вегетативного) и малого (генеративного). Форма и размеры тела инфузорий разнообразны.

Инфузория-туфелька (рис. 101) обитает в стоячих пресных водоемах. Тело по форме напоминает женскую туфельку. Наружный слой образует плотную эластичную пелликулу. Под пелликулой располагается прозрачный слой плотной эктоплазмы. В ней находится кинетосома — базальное тельце, связанное с комплексом фибрилл, которое регулирует работу ресничек. На границе эктоплазмы и зернистой эндоплазмы располагаются продольные тяжи микрофибрилл (мионемы). При их сокращении изменяется форма тела туфельки, что позволяет ей проникать в узкие щели. По краю тела в эктоплазме видны мелкие колбообразные структуры — трихоцисты. При действии раздражителя через отверстия в пелликуле они выбрасывают тонкие остроконечные нити, поражающие добычу (бактерии и другие мелкие организмы). На середине брюшной стороны тела находится постоянное углубление — околоротовая воронка *(перистом)*, которая переходит в *клеточный рот (цитостом)*, окруженный тесно сближенными длинными ресничками, загоняющими в рот пищу (бактерии и другие мелкие организмы). Рот ведет в *глотку (цитофаринкс)*, на дне которой образуются пищеварительные вакуоли. Вакуоли перемещаются в теле инфузории токами цитоплазмы, в них осуществляется внутриклеточное пищеварение. Непереваренные остатки выбрасываются (пу-

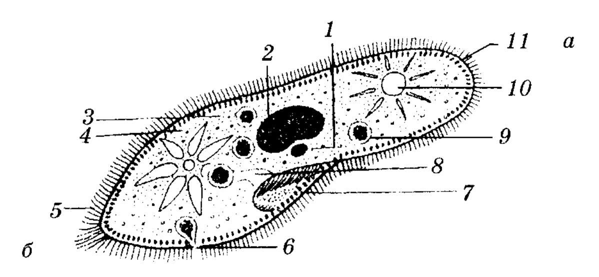


Рис. 101. Строение инфузории-туфельки: *а* — передний конец; *б* — задний конец. *1* — малое ядро (микронуклеус); *2* — большое ядро (макронуклеус); *3* — эндоплазма; *4* — эктоплазма; *5* — реснички; *6* — порошица; *7* — предротовое отверстие (перистом); *8* — клеточный рот (цитостом); *9* — пищеварительная вакуоль; *10* — сократительная вакуоль; *11* — оболочка (пелликула)

тем экзоцитоза) из вакуолей через специальное отверстие в пелликуле — *порошицу*, расположенную на брюшной стороне задней части тела.

Газообмен и выделение — через всю поверхность тела.

Функцию осморегуляции выполняют две сократительные вакуоли, находящиеся на переднем и заднем концах тела. Каждая вакуоль состоит из центрального резервуара и пяти — семи радиально расходящихся приводящих канальцев, по которым излишки воды поступают в центральный резервуар. Резервуары опорожняются во внешнюю среду через специальное отверстие на спинной стороне тела попеременно. Частота пульсации вакуолей зависит от температуры и концентрации солей во внешней среде.

Инфузория-туфелька обладает *хемотаксисом*: она способна активно двигаться в сторону пищи и, наоборот, избегать вредных химических воздействий.

Ядерный аппарат образован двумя ядрами. Большое полиплоидное вегетативное ядро *(макронуклеус)* контролирует синтез белков в клетке. Малое диплоидное генеративное ядро *(микронуклеус)* принимает участие в половом процессе.

В благоприятных условиях инфузория-туфелька размножается *бесполым* путем (поперечным делением). Половой процесс у инфузорий — *конъюгация*. Две особи подходят друг к другу, и в области клеточных ртов между ними образуется цитоплазматический мостик. Ядерный аппарат перестраивается так, что в каждой особи оказывается по два гаплоидных ядра. Одним из этих ядер организмы обмениваются между собой через цитоплазматический мостик. Затем инфузории расходятся, а гаплоидные ядра сливаются. Таким образом происходит обмен генетическим материалом между партнерами и восстанавливается диплоидность ядер. Образовавшееся диплоидное ядро многократно делится. В результате ядерных перестроек восстанавливается исходный ядерный аппарат.

Инфузория-трубач. Узким задним концом трубач прикрепляется к субстрату, выпуская короткие пальцеобразные выросты (псевдоподии). Передний конец, расширенный в виде раструба, занят слегка вогнутым перистомальным полем. Все тело трубача и перистомальное поле покрыты рядами мелких ресничек. Наружный край перистомального поля несет пластинки-мембранеллы, образованные за счет слияния ряда ресничек. У переднего конца тела трубача расположена сократительная вакуоль, к которой подходят два приводящих канала. Длинный макронуклеус в виде четок тянется вдоль тела. Несколько микронуклеусов разбросаны вокруг макронуклеуса. Иногда в теле трубача можно отыскать зеленые включения — симбиотические водоросли.

Сувойка. Живет в пресных водоемах, прикрепляясь к листьям водной растительности, к телу пресноводных рачков и раковинам моллюсков. Одиночные животные, но обычно держатся группами. К субстрату сувойки прикрепляются с помощью отходящего от заднего конца тела длинного тонкого стебелька, который время от времени резко сокращается, скручиваясь спирально. Вокруг переднего расширенного конца тела, где расположен перистом, можно видеть два венчика крупных ресничек, из которых один или несколько отгибается наружу, а другой направлен вверх. Колебание ресничек создает ток воды, подгоняющий пищу к глотке. В теле сувойки можно рассмотреть пищеварительные вакуоли и довольно крупную сократительную вакуоль, а также макронуклеус подковообразной формы.

Хищные инфузории. Инфузория дидиния — небольшая хищная инфузория, охотящаяся за добычей, которая больше ее самой, например за инфузорией-туфелькой. Добычу поражает хоботком, а затем постепенно засасывает и переваривает.

Инфузория бурсария — крупная хищная инфузория, заглатывает туфелек, загоняя их в глотку движением ряда крупных ресничек, окружающих ротовое отверстие.

Брюхоресничная инфузория-стилонихия — крупная инфузория, обитающая в пресных и морских водоемах. На брюшной стороне имеет утолщенные реснички, с помощью которых быстро передвигается по субстрату.

Свободноживущие инфузории играют роль в пищевых цепях водоема как пожиратели бактерий и некоторых водорослей. Также они служат пищей многим беспозвоночным животным.

Паразитические инфузории многочисленны и многообразны. Так, в толстом кишечнике человека может паразитировать *инфузория балантидий*, которая вызывает тяжелую форму колита. Источником заражения человека обычно служат свиньи, у которых балантидий паразитирует в кишечнике.

Подцарство Многоклеточные

Многоклеточные животные обладают более высоким уровнем организации, чем одноклеточные. Тело многоклеточных состоит из большого числа клеток, связанных между собой единым процессом жизнедеятельности. Сходные клетки объединены в ткани в связи с выполнением определенных функций. Ткани объединяются в органы, а органы — в систему органов, которые взаимосвязаны и контролируются целым организмом. В результате организованной работы единого организма осуществляется жизнедеятельность многоклеточного животного.

Тип губки

Губки — неподвижные прикрепленные животные, обитающие преимущественно в морях, реже в пресных водах. Могут быть одиночными животными, но значительно чаще образуют колонии. Известно 10 тыс. видов.

Общая характеристика типа губок (рис. 102). Многоклеточные животные. Двухслойные: внешний слой состоит из покровных клеток (пинакоцитов), внутренний слой — из жгутиковых воротничковых клеток (хоаноцитов), которые выполняют функцию фильтрации воды и фагоцитоза. Между

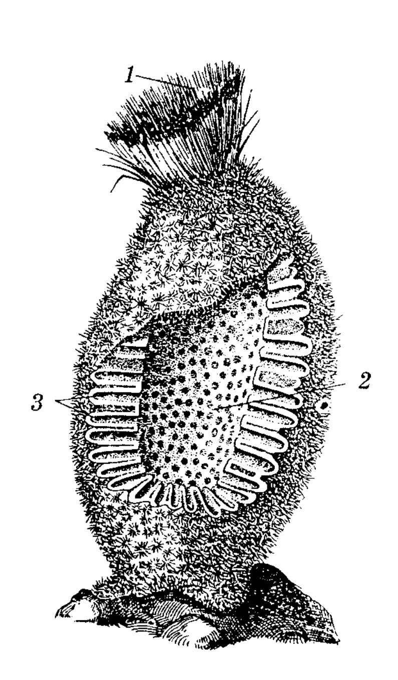


Рис. 102. Общий вид губки: *1* — устье; *2* — полость тела; *3* — подошва

слоями клеток имеется студенистое вещество — мезоглея, в которой расположены отдельные клеточные элементы. К ним относятся звездчатые опорные клетки (колленциты), скелетные клетки (склероциты), подвижные амебовидные клетки (амебоциты) и недифференцированные клетки — археоциты, которые могут давать начало любым другим клеткам, в том числе и половым. Иногда присутствуют слабосокращающиеся клетки — миоциты.

Губки по строению схожи с бокалом, образуют наиболее примитивный тип — *аскон*; если они состоят как бы из концентрических рядов сросшихся асконов, то это — *сикон*; если тело губки пронизано многочисленными трубчатыми, местами ветвящимися каналами, — это *лейкон*. Между тремя описанными типами существуют переходы.

Имеют сложный скелет из известковых или кремнеземных спикул, либо из белковых (коллагеновых) волокон, либо из элементов обоих типов. Полость тела или кишка отсутствуют. Питание фильтрационное. Пищеварение внутриклеточное. Газообмен происходит путем диффузии.

Размножение половое (в мезоглее формируются половые клетки) или бесполое (почкование). Известна раздельнополость, но обычен гермафродитизм.

После оплодотворения из зиготы развивается личинка — *паренхимула*, которая выходит из материнского организма, оседает на дно и дает начало новой особи.

К наиболее распространенным представителям губок относятся: известковая губка сикон, кремневая губка геодия, озерная бодяга, роговая туалетная губка.

Губки — активные биофильтраторы, освобождающие воду от взвешенных органических и минеральных частиц. В связи с этим они имеют большое значение в биологической очистке морских и пресных вод.

Тип кишечнополостные

Основные ароморфозы: клеточная дифференцировка; образование тканей; формирование двух зародышевых листков; появление нервной системы, органов чувств; появление полостного пищеварения.

Известно около 9 тыс. видов. Кишечнополостные — низшие многоклеточные животные, у которых отсутствуют настоящие органы и ткани. Свободноживущие, среди которых главным образом морские животные, реже — пресноводные. К ним относятся ведущие малоподвижный, прикрепленный образ жизни (бентосные) — одиночные и колониальные полипы, а также плавающий (планктонные) — медузы.

Характерные признаки:

1. Многоклеточные, двухслойные животные, тело состоит из двух слоев клеток: наружного — эктодермы, внутреннего — энтодермы — и прослойки студенистой неклеточной мезоглии. Внутри имеется кишечная (гастральная) полость, открывающаяся наружу ротовым отверстием, которое окружено щупальцами.
2. Радиальная (лучевая) симметрия тела.
3. Наличие стрекательных клеток (органы защиты и нападения).
4. Первичноротые. Имеется ротовое отверстие (единственное) для заглатывания пищи и выведения непереваренных остатков. Пищеварение двойное (полостное и внутриклеточное).
5. Нервная система диффузного типа, состоит из нервных клеток в эктодерме, которые соединяются длинными отростками, образуя сеть (рассеянное нервное сплетение).
6. Дыхание и выделение продуктов обмена происходит через всю поверхность тела.
7. Размножение бесполое (почкование, стробиляция) и половое (копуляция). У некоторых в жизненном цикле наблюдается чередование полового и бесполого поколений.
8. Развитие с метаморфозом (личинка — планула), реже — прямое.

Тип кишечнополостные включает: класс Гидроидные, класс Сцифоидные, класс Коралловые полипы (см. табл. на с. 260).

Класс Гидроидные

Класс Гидроидные — в основном морские, реже — пресноводные гидроиды. Известно около 4 тыс. видов. *Пресноводная гидра* — одиночный полип, прикрепленный подошвой к субстрату. Тело цилиндрической формы, размером до 1 см. На верхнем конце тела расположен рот, окруженный щупальцами (5—12). Обитает в прудах, озерах, реках. Ведет малоподвижный образ жизни. Передвигается за счет сокращения тела и щупалец — «кувыркаясь». Хищник, питается мелкими беспозвоночными животными (дафниями, циклопами) и мальками рыб.

Внутреннее строение гидры (рис. 103):

1. *Наружный слой (эктодерма).* Клетки дифференцированы: эпителиально-мускульные — покровные клетки, имеющие сократительные отростки, располагающиеся вдоль тела, при сокращении которых тело полипа и его щупальца укорачиваются и утолщаются, а при расслаблении вытягиваются;

интерстициальные (промежуточные) клетки — мелкие, недифференцированные, располагающиеся группами между эпителиально-мускульными клетками. Содержат крупные ядра и мало цитоплазмы, образуют другие клетки эктодермы и обеспечивают процесс регенерации;
стрекательные клетки — разбросаны по всей поверхности тела и образуют скопления на щупальцах (стрекательные «батареи»), которые выполняют функции нападения и защиты. Содержат стрекательную капсулу с ядовитой жидкостью, внутри которой находится свернутая спирально стрекательная нить. Клетка имеет осязательный (чувствительный) волосок. При раздражении этого волоска стрекательная нить с силой выпрямляется и проникает в жертву. Стекающий по каналу нити яд парализует мелких животных. После выстреливания стрекательные клетки отмирают, а новые образуются из интерстициальных клеток;
нервные клетки — звездчатой формы, располагаются под эпителиально-мускульными клетками, соединяясь друг с другом тонкими отростками, образуют нервное сплетение. Такая нервная система называется диффузной и является самой примитивной среди многоклеточных животных. В ответ на раздражение, наносимое полипу, например иглой, тело его сокращается.

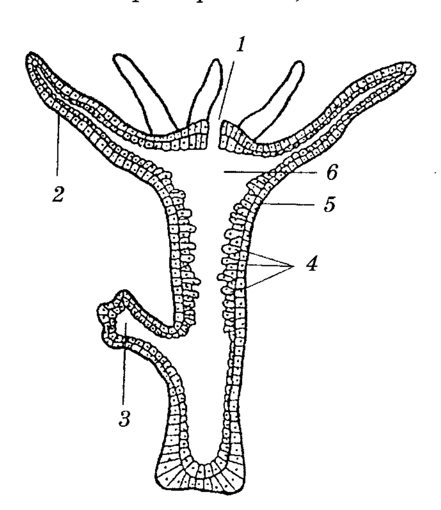


Рис. 103. Строение пресноводной гидры: *1* — ротовое отверстие; *2* — щупальца; 3 — развивающаяся молодая гидра; *4* — внутренний слой клеток (энтодерма); *5* — наружный слой клеток (эктодерма); *6* — кишечная полость

2. *Внутренний слой (энтодерма).* Клетки дифференцированы:
эпителиально-мускульные — имеют мускульные отростки, располагающиеся поперек, при сокращении которых тело удлиняется и сужается. Способны к фагоцитозу, образуя псевдоподии, захватывая пищевые частицы и переваривая их в цитоплазме (внутриклеточное пищеварение). Имеют жгутики (1—3), с помощью которых происходит перемешивание содержимого пищеварительной полости. Таким образом, эти клетки выполняют покровную, сократительную и пищеварительную функции;
железистые клетки — вырабатывают и выделяют пищеварительные ферменты в гастральную полость, где происходит внутриполостное пищеварение. Образовавшиеся питательные вещества усваиваются, непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот.

Размножение: *бесполое* (летом) — происходит почкованием. На теле образуются почки — выпячивание двухслойной стенки. Почка растет, и дочерний организм существует за счет материнского. Затем на почке появляется рот, окруженный щупальцами, и подошва. Почка отрывается от материнского организма, падает на дно и переходит к самостоятельной жизни. *Половое* — копуляция наблюдается осенью, с понижением температуры, осеменение перекрестное. Гидра обыкновенная — гермафродит. В эктодерме формируются гонады, в которых развиваются гаметы. Мужские клетки образуются в небольших бугорках на верхней части тела гидры, а крупная яйцеклетка располагается в выпуклости у основания. Сперматозоиды через разрыв ткани выходят в воду и проникают в яйцеклетку другой особи. Зигота покрывается плотной оболочкой и оседает на дно водоема (материнский организм погибает). Весной начинается рост и развитие молодой гидры (рис. 104).

Морские гидроидные полипы отличаются некоторыми особенностями от пресноводных гидр и имеют более сложное развитие. Ведут прикрепленный образ жизни, колонии образуются в результате почкования, но особи не отрываются, а остаются на материнском организме. В сложно устроенных колониях полипы специализируются на выполнении определенной функции, а сама колония становится единым организмом. У полипа Обелии большая часть особей — гидранты, похожие на гидру. Отличается гидрант по расположению рта на выступающем стебельке со множеством щупалец вокруг. Кишечные полости полипов сообщаются между собой, и пища, захваченная

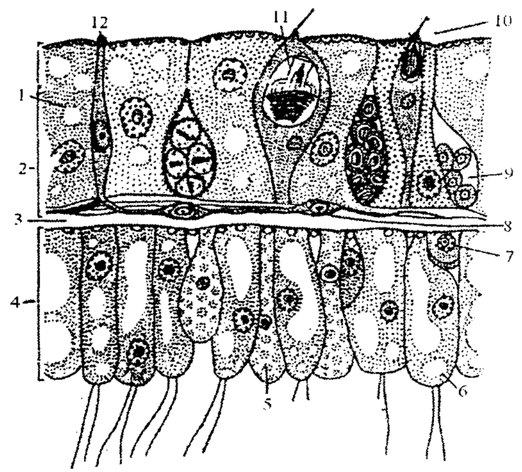


Рис. 104. Внутреннее строение пресноводной гидры: *1* — эпителиально-мускульные клетки эктодермы; *2* — эктодерма; *3* — базальная мембрана; *4* — энтодерма; *5* — железистые клетки; *6* — эпителиально-мускульные клетки энтодермы; *7* — промежуточные (интерстициальные) клетки; *8* — нервная клетка; *9* — промежуточные (интерстициальные) клетки; *10* — развивающаяся стрекательная клетка; *11* — стрекательная клетка; *12* — чувствительная (сенсорная) клетка

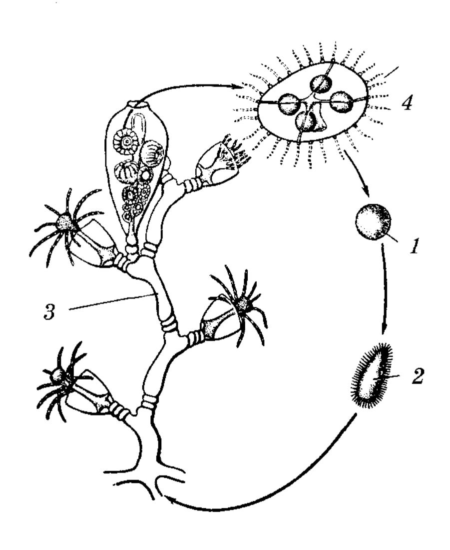


Рис. 105. Жизненный цикл Обелии:
1 — яйцо; *2* — планула; *3* — колония полипов с бластостилем, на котором видны развивающиеся медузы; *4* — медуза

одним из них, усваивается всеми членами колонии. Другая группа особей в колонии — бластостили. На ротовом стебельке у них нет рта и щупалец. На бластостилях колонии выпочковываются медузы, которые затем отрываются и ведут плавающий образ жизни. У медуз развиваются половые железы — гонады, которые образуются в эктодерме (на вогнутой поверхности под радиальными каналами или на ротовом стебельке). Раздельнополые, половой диморфизм не выражен. Половое размножение морских гидроидов связано с появлением полового поколения — гидроидных медуз.

Строение гидромедузы. Тело медузы студенистое, имеет форму зонтика или колокола. По краю зонтика свешиваются щупальца со стрекательными клетками. На вогнутой стороне тела, в центре, находится рот, который иногда располагается на длинном ротовом стебельке. Щупальцами медуза ловит добычу, которая подхватывается ротовым стебельком и затем проглатывается. Изо рта пища попадает в желудок, расположенный в центре тела под куполом. От него отходят прямые, не ветвящиеся радиальные каналы, впадающие в кольцевой канал, опоясывающий край зонтика медузы. Переваренная пища поглощается клетками энтодермы. Сложная гастральная полость медуз называется гастроваскулярной системой. Движутся медузы «реактивно», чему способствует сократительная кольцевая складка эктодермы по краю зонтика, называемая «парусом». При расслаблении паруса вода заходит под купол медузы, а при его сокращении выталкивается, при этом медуза движется вперед толчками купола.

Жизненный цикл гидроида Обелии. Из оплодотворенной яйцеклетки образуется двухслойная личинка — планула, с гастральной полостью внутри. Планула плавает при помощи ресничек, затем оседает на дно и превращается в полип, который путем почкования образует колонию. От колонии полипов отпочковываются небольшие медузы, способные размножаться половым путем. Таким образом, у морских кишечнополостных происходит чередование полиплоидного (бесполого) и медузоидного (полового) поколений (рис. 105).

Класс Сцифоидные, или Сцифомедузы

Класс Сцифоидные, или сцифомедузы — крупные морские кишечнополостные. Известно около 200 видов. Большая часть жизненного цикла

проходит в форме плавающих медуз, фаза полипа — кратковременна или отсутствует. Полипы мелкие и образуют небольшие колонии. Размножаются бесполым путем — поперечным делением с образованием молодых медуз. Общий план строения такой же, как и у гидромедуз, но имеются отличительные особенности: *крупные размеры, сильно развитая мезоглея, отсутствие паруса, движение сокращением стенок зонтика; разделение пищеварительной системы на два отдела* — глотку и желудок, имеющий четыре раздельные камеры с гастральными нитями для увеличения пищеварительной поверхности. От желудка отходят восемь ветвящихся и восемь неветвящихся каналов, впадающих в кольцевой канал (гастроваскулярная система), т. е. пища передвигается по всем участкам тела; *усложнение нервной системы* за счет скопления нервных клеток (ганглиев) по краю зонтика; *органы чувств образуют комплексы* — ропалии (у аурелии — восемь) с глазками и статоцистами. Глаза сцифомедуз представлены глазными пузырьками с роговицей и хрусталиком, а не глазными ямками, как у гидроидных медуз. Однако глаза обладают светочувствительной функцией. На укороченных щупальцах располагаются органы химического чувства — обонятельные ямки. *Раздельнополые*. Гонады образуются в энтодерме на нижней поверхности карманов желудка. Оплодотворение наружное.

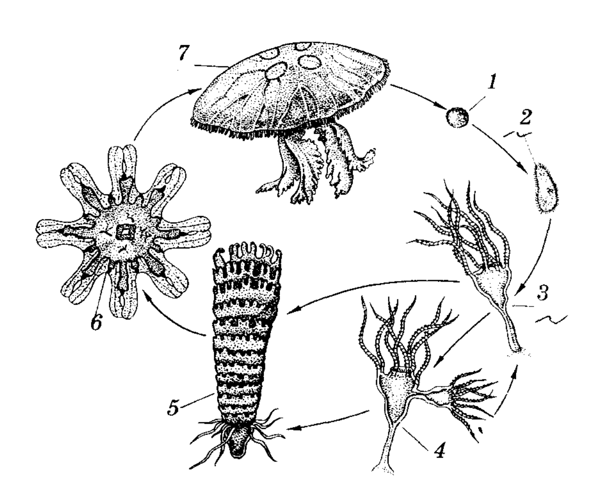


Рис. 106. Жизненный цикл медузы Аурелии:
1 — яйцо; *2* — планула; *3* — сцифистома; *4* — почкование; *5* — стробиляция; *6* — эфира; *7* — взрослая медуза

Жизненный цикл сцифомедузы Аурелии (рис. 106). После оплодотворения из зиготы развивается личинка — планула. Она плавает, оседает на дно и, прикрепившись к субстрату, превращается в одиночный полип — сцифистому, который размножается путем почкования. На теле сцифистомы появляются поперечные перетяжки и формируется стробила. Путем поперечного деления (стробиляция) образуются молодые медузы (эфиры), которые плавают и превращаются во взрослых медуз.

Класс Коралловые полипы

Класс Коралловые полипы — морские колониальные, реже одиночные полипы, развивающиеся без смены поколений. Известно около

6 тыс. видов. Наиболее широко распространены одиночные кораллы (актинии) и колониальные (красный, черный).

Отличительные особенности (от гидроидных кишечнополостных):

Тело цилиндрическое, мешковидной формы, стадия медузы отсутствует.

Размеры коралловых полипов крупнее, сильно развита мезоглея.

У многих видов скелет из извести или рогоподобного вещества, располагается внутри тела или снаружи (у актинии скелета нет). Мышечные клетки перемещаются под эктодерму и образуют мускульный слой.

Лучевая симметрия нарушена, наблюдается переход к билатеральной симметрии. По принципу симметрии делятся на шестилучевые (число щупалец кратно шести — актинии) и восьмилучевые (всегда восемь щупалец — красный, белый коралл) (рис. 107).

Сложная кишечная полость. Эктодермальная глотка ведет в гастральную полость, которая разделена радиальными перегородками — септами (боковые складки энтодермы). Они прирастают к глотке, а ниже глотки не смыкаются, образуя желудок. Наличие септ увеличивает пищеварительную поверхность.

Нервная система образует густое сплетение на ротовом диске. Раздельнополые. Гонады формируются в энтодерме. Размножение бесполое (у колониальных — почкование, у одиночных — деление) и половое. Оплодотворение — в гастральной полости женской особи.

Развитие с метаморфозом (личинка — планула), чередования поколений нет.

Значение кишечнополостных: звено в цепях питания морских биоценозов; поглощение взвешенной органики и очищение морской воды; коралловые полипы участвуют в круговороте Ca^{2+} в биосфере и образовании осадочных пород, рифов, барьеров, окружающих острова, а также атоллов (коралловые острова в форме кольца с лагуной посередине); употребление в пищу (Китай, Япония), изготовление предметов искусства (кораллы), использование в качестве строительных материалов (известь), в медицине для получения биологически активных веществ.

Тип плоские черви

Основные ароморфозы: двусторонняя симметрия тела, появление мезодермы, развитие систем органов.

Известно около 12 тыс. видов. Плоские черви обладают более высоким уровнем организации, чем низшие многоклеточные. Свободноживущие — обитают в морях, пресных водоемах, во влажных местах суши, но большинство видов паразиты животных и человека.

Характерные признаки:

1. Многоклеточные, трехслойные животные. Ткани и органы формируются из трех зародышевых листков: наружного — эктодермы, внутреннего — энтодермы и среднего — мезодермы.
2. Двусторонняя (билатеральная) симметрия тела, возникновение которой связано с активным передвижением.

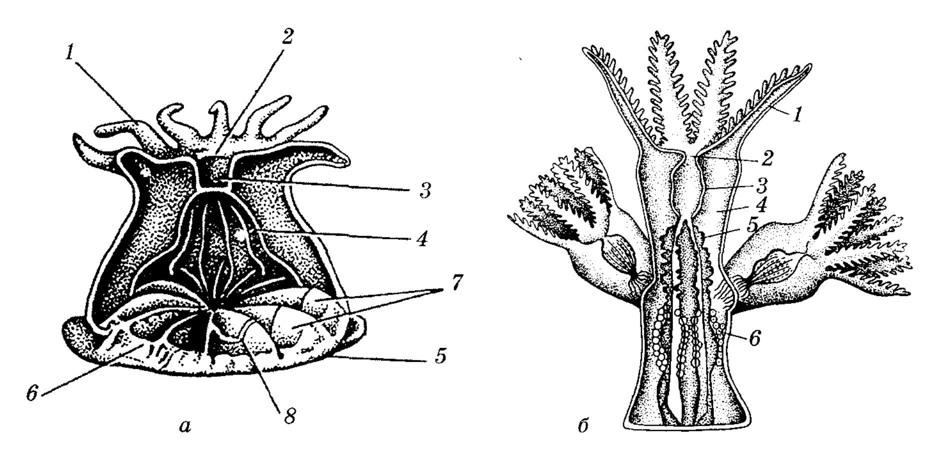


Рис. 107. *а.* Схема строения шестилучевого кораллового полипа: *1* — щупальца; *2* — ротовое отверстие; *3* — глотка; *4* — септы; *5* — подошвенная пластинка; *6* — чашечка; *7* — склеросепты, впячивающие мягкие ткани полипа (*8*) в гастральную полость. *б.* Схема строения восьмилучевого коралла: *1* — щупальца; 2 — ротовое отверстие; *3* — глотка; 4 — септа; *5* — мезентериальные нити; *6* — яйца

3. Тело листовидной или лентовидной формы, уплощенное в спинно-брюшном (дорсовентральном) направлении, хорошо выражены передний и задний концы.
4. Тело представлено кожно-мускульным мешком, состоящим из однослойного эпителия и трех слоев мышц: кольцевые, продольные и косые. У ленточных червей два слоя мышц. У сосальщиков и ленточных червей имеется поверхностный активно поглощающий кутикулярный слой — тегумент.
5. У паразитических червей клетки эпителия (кожа) выделяют вещество, образующее пленку — кутикулу. У свободноживущих видов однослойный ресничный эпителий.
6. Полость тела отсутствует, промежутки между органами заполнены рыхлой соединительной тканью — паренхимой, выполняющей опорную, запасающую, выделительную функции.
7. Пищеварительная система состоит из двух отделов: переднего (эктодермального) и слепо замкнутого среднего (энтодермального). Кишечник может быть разветвлен, что облегчает процесс распределения продуктов пищеварения в паренхиме. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот. У ленточных червей пищеварительная система отсутствует.
8. Нервная система стволовая, лестничного типа (ортогон), состоит из парных мозговых ганглиев (скопления нервных клеток) и отходящих от них продольных стволов (коннективы), соединенных между собой поперечными тяжами — комиссурами.

Сравнительная характеристика классов кишечнополостных

Особенности строения и образа жизни	Гидроидные	Сцифоидные	Коралловые полипы
Представители	Гидра, гидроидная медуза — полип Обелия	Аурелия, цианея, корнерот	Актиния, красный коралл, морское перо, альционария, роговой коралл
Среда обитания	Моря, пресные воды	Моря	Моря
Образ жизни	Прикрепленный, плавающий	Плавающий	Прикрепленный
Симметрия	Радиальная	Радиальная	Радиальная и частично двусторонняя
Форма тела	Полип (у некоторых полип и медуза)	Медуза и реже полип	Полип
Питание	Мелкими планктонными животными	Планктонными животными	Планктонными животными, реже крупными животными (актиния), симбиоз с водорослями
Пищеварительная система	Гастральная полость без перегородок, глотки нет, у медуз — радиальные и кольцевой каналы	Гастральная полость с карманами и система радиальных каналов, глотка	Гастральная полость с перегородками (септами), глотка
Выделительная система	Вся поверхность тела	Вся поверхность тела	Вся поверхность тела
Нервная система	Диффузная, у медуз — нервное кольцо	Диффузная со скоплением нервных клеток по краю зонтика медузы	Диффузная
Органы чувств	У полипов нет, у медуз органы равновесия, у некоторых глазки	У медуз глазки, органы равновесия, химического чувства	Нет
Размножение	Бесполое (почкование), половое	Чередование полового и бесполого (стробиляция)	Бесполое (почкование, деление в поперечном и продольном направлении), половое
Половая система	Гермафродиты (гидра) и раздельнополые (медуза)	Раздельнополые	Раздельнополые

Окончание

Особенности строения и образа жизни	Гидроидные	Сцифоидные	Коралловые полипы
Образование половых клеток	В эктодерме	В энтодерме	В энтодерме
Стадия развития	Яйцо — личинка (планула) — полип — медуза (у гидры: яйцо — полип)	Яйцо — личинка (планула) — полип (сцифистома) — стробила — медуза (эфира)	Яйцо — личинка (планула) — полип

9. Органы чувств наиболее развиты у свободноживущих видов, у которых имеются светочувствительные глазки, органы равновесия — статоцисты, чувствительные окончания — сенсиллы: осязательные клетки и органы химического чувства. У паразитов органы чувств редуцированы и имеются только на стадии свободноплавающих личинок.
10. Выделительная система протонефридиального типа. Состоит из специализированных терминальных (звездчатых) клеток, разбросанных по всему телу, и системы отходящих от них ветвистых канальцев (эктодермального происхождения). Протонефридии начинаются в паренхиме звездчатой клеткой с пучком ресничек, от которой отходит тонкий каналец. Канальцы сливаются в более крупные и открываются на задней поверхности тела выделительной порой. Протонефридная система удаляет продукты диссимиляции и регулирует осмотическое давление.
11. Дыхательная система отсутствует. У свободноживущих газообмен осуществляется путем диффузии через всю поверхность тела. У паразитов дыхание анаэробное.
12. Кровеносная система отсутствует.
13. Половая система. Плоские черви — гермафродиты. Половые железы имеют сложные выводные протоки. Размножение половое (у некоторых особей чередуется с партеногенезом) и бесполое (поперечным делением). Оплодотворение внутреннее (перекрестное).
14. Развитие прямое (свободноживущие виды) или с метаморфозом (паразитические). Жизненные циклы со сменой хозяев и чередованием поколений.

Тип Плоские черви включает: *класс Ресничные черви, или турбелярии, класс Сосальщики, или трематоды, класс Ленточные черви, или цестоды.*

Класс Ресничные черви

Класс Ресничные черви — преимущественно свободноживущие. Большинство видов встречается в морях и пресных водах. Известно более 3 500 видов.

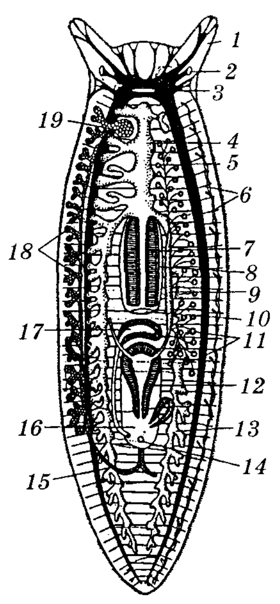


Рис. 108. Схема строения планарии: *1* — щупальцевидные выросты; *2* — глаза; *3* — мозговой ганглий; *4* — передняя ветвь кишечника; *5* — продольный нервный ствол; *6* — поперечные нервные перемычки; *7* — глотка; *8* — глоточный карман; *9* — семяпровод; *10* — ротовое отверстие; *11* — семенники; *12* — совокупительный орган; *13* — задняя ветвь кишечника; *14* — половое отверстие; *15* — яйцевод; *16* — половая клоака; *17* — копулятивная сумка; *18* — желточники; *19* — яичник

Представитель — *белая (молочная) планария* — небольшой хищный плоский червь, обитает в пресных водоемах, под корягами, листьями. Тело уплощенное, листовидной формы, покрыто ресничным эпителием, который содержит множество желез, выделяющих слизь. Расширенный передний отдел имеет хорошо развитые органы чувств: светочувствительные глазки, осязательные щупальца, органы равновесия (статоцисты). Специальных органов прикрепления нет. Движение осуществляется за счет сокращений мышц кожно-мускульного мешка, а также за счет ресничного эпителия (рис. 108).

Кожно-мускульный мешок типичного строения. Пространство между мускулатурой и внутренними органами заполнено паренхимой.

Пищеварительная система начинается с расположенного на брюшной стороне тела ротового отверстия, снабженного запирательными мышцами. Рот находится посередине брюшной стороны тела и ведет в мускулистую глотку — переднюю кишку, которая может выворачиваться наружу и захватывать добычу (мелких беспозвоночных). От глотки начинается слепо замкнутая средняя кишка, состоящая из трех ветвей: одна направлена вперед к головному концу; две, огибая глотку, к заднему. Ветви кишечника имеют выпячивания, которые увеличивают поверхность кишечника. Непереваренные остатки пищи скапливаются в кишечнике и затем выбрасываются наружу через ротовое отверстие сильными сократительными движениями всего тела.

Нервная система лестничного типа, более развита, чем у паразитов. У планарий наблюдается сложное инстинктивное поведение, связанное с поиском добычи, партнера при размножении, мест для откладки яиц. Они способны к расселительным миграциям. Развиты органы зрения (парные глаза), осязания, химического чувства и равновесия (статоцисты). Планарии способны к регенерации.

Выделительная система протонефридного типа.

Дыхание и выделение происходит через поверхность тела. Специальных органов дыхания нет.

Половая система гермафродитная. Мужской половой аппарат состоит из многочисленных пузырьковидных семенников, расположенных по бокам тела. В них созревают сперматозоиды, которые по выводным канальцам попадают в семяпровод, далее в семенной пузырь и семяизвергательный канал, в свою очередь впадающий в половую клоаку. Женский половой аппарат состоит из двух яичников, выводящих протоков (яйцеводов) и придаточных желез (желточников).

Оплодотворение внутреннее, осеменение перекрестное. Яйца, покрытые твердой оболочкой, образуют кокон, который прикрепляется к подводным предметам или растениям. Развитие прямое, происходит внутри яйца. Через разрыв в стенке кокона планарии выходят наружу.

Класс Сосальщики, или трематоды

Класс Сосальщики, или трематоды — паразиты внутренних органов позвоночных животных и человека. Известно около 4 тыс. видов. К числу наиболее распространенных сосальщиков относятся: печеночный, ланцетовидный, кошачий.

Печеночный сосальщик — паразитирует в желчных ходах печени, желчном пузыре травоядных животных и человека. Тело длиной 3—5 см, уплощенное, листовидное. Имеются органы прикрепления: ротовая и брюшная присоски.

Кожно-мускульный мешок типичного строения. *Тегумент* представлен эпителием погруженным с цитоплазматическим поверхностным слоем без ресничек. В состав мышечного слоя входят поперечные диагональные и продольные волокна.

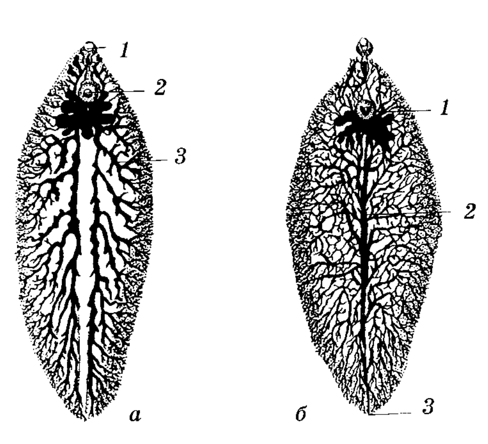


Рис. 109. *а* — строение пищеварительной системы печеночного сосальщика: *1* — ротовая присоска; *2* — брюшная присоска; *3* — разветвленный кишечник. *б* — строение выделительной системы печеночного сосальщика: *1* — собирательные канальцы; *2* — выделительный канал; *3* — выделительная пора

Полость тела отсутствует. Кожно-мускульный мешок охватывает внутреннюю массу паренхимы, в которую погружены внутренние органы.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием (служит одновременно для приема пищи и для удаления непереваренных остатков), вооруженным присоской. Присоска имеет воронкообразное углубление, которое переходит в короткую мускулистую глотку, за которой следует короткий пищевод. За пищеводом расположена раздвоенная средняя кишка; два боковых канала идут

параллельно друг другу. Каналы многократно ветвятся, концевые разветвления доходят до краев тела, где слепо заканчиваются (рис. 109, *а*). Питаются кровью, клетками печени, эпителием желчных протоков.

Нервная система — стволовая по типу ортогон. Органы чувств развиты слабо, представлены осязательными нервными окончаниями и органами химического чувства.

Выделительная система протонефридного типа. Средний собирательный канал открывается наружу выделительной порой (рис. 109, *б*).

Дыхательная система отсутствует. Процессы дыхания связаны с анаэробным окислением в тканях паразита.

Кровеносная система отсутствует.

Половая система хорошо развита. Гермафродиты (обоеполые). Оплодотворение внутреннее, осеменение перекрестное (черви соединяются попарно и обмениваются мужскими половыми клетками). Мужская половая система состоит из двух парных семенников, от которых отходят два семяпровода, соединяющиеся на переднем конце тела и образующие семенной пузырь, переходящий в семяизвергательный канал. Дистальный отдел этого канала проходит внутри совокупительного органа — цирруса и открывается в половую клоаку. Мужские половые клетки образуются в семенниках, затем поступают по семяпроводам в циррус.

Женская половая система состоит из яичника, желточников, тельца Мелиса, матки и влагалища. Начинается непарным яичником, в котором образуются женские половые клетки. От яичника отходит яйцевод, открывающийся в полость — оотип. Из желточников по желточным протокам в оотип также попадают желточные клетки. Тельце Мелиса выделяет жидкий секрет, который также изливается в оотип. По длинному извитому каналу матки в оотип проникают сперматозоиды, где происходит оплодотворение и формирование яиц. Яйца из оотипа поступают в матку и выделяются через выводной проток матки наружу рядом с циррусной сумкой в половую клоаку. Все перечисленные органы связаны между собой в единую систему.

Яйца овальной формы, с крышечкой на одном полюсе, через которую выходит личинка.

Развитие со сменой хозяев и чередованием поколений. В жизненном цикле выделяются два хозяина (промежуточный и окончательный) или три хозяина (промежуточный, дополнительный и окончательный). Промежуточными хозяевами являются разные виды моллюсков, в которых происходит размножение личиночных стадий паразита путем партеногенеза. В дополнительных промежуточных хозяевах происходит инцистирование личинок трематод. Окончательными хозяевами являются различные позвоночные животные, в которых взрослые черви размножаются половым путем и откладывают яйца, выходящие наружу. Таким образом, жизненный цикл протекает с чередованием полового размножения и партеногенетического (без оплодотворения), что обеспечивает высокую плодовитость паразитов и надежность попадания их в тело основного и промежуточных хозяев.

Жизненный цикл печеночного сосальщика. В яйце образуется личинка с ресничками. Для своего дальнейшего развития личинка должна попасть в воду. Здесь она освобождается от защитной оболочки и некоторое время свободно плавает. Эта личинка называется *мирацидием.* Он внедряется в моллюска (малого прудовика). Процесс внедрения происходит активно: мирацидий проникает в легочную ткань моллюска с помощью конусообразного хоботка, а затем оседает в печени. Там он теряет ресничный покров, глазок, кишечник и превращается в личиночную стадию — *спороцисту.* Зародышевые клетки спороцисты начинают дробиться, и из них образуется множество новых личинок — *редий.* Каждая редия имеет ротовое отверстие, глотку и кишку. У них формируются свои зародышевые клетки, из которых в благоприятных условиях (теплое время года) развивается еще одна личиночная стадия — *церкария*, имеющая овальное тело, хвост для плавания, две присоски (ротовую и брюшную). Церкарии некоторое время свободно плавают, а затем прикрепляются к растительности и инцистируются (хвост разрушается, тело покрывается оболочкой). Эта стадия называется *адолескарией.*

При заражении адолескария попадает в желудок травоядных животных (рогатый скот, козы, овцы), где освобождается от цисты и проникает в кровеносные сосуды, попадая в печень, и вырастает в половозрелую форму — *мариту.*

Человек заражается, проглатывая цисты с некипяченой водой из пруда, с немытыми овощами, поливаемыми водой из открытых водоемов, содержащих адолескарии.

Заболевание, вызываемое печеночным сосальщиком, называется *фасциолез.* Заболевания, вызываемые сосальщиками, называются *трематодозы.*

Класс Ленточные черви, или цестоды

Класс Ленточные черви, или цестоды — паразиты, обитающие в половозрелой форме в кишечнике человека и животного. Известно около 3 тыс. видов. К числу наиболее распространенных цестод относятся свиной и бычий цепни, широкий лентец, эхинококк.

Размеры от 1 мм до 18 м в длину. Тело лентовидной формы, членистое (стробила), состоит из *головки* (сколекса) с органами прикрепления (присоски, крючья, присасывательные щели — ботрии), *шейки* (зоны роста гельминта) и *члеников* (проглоттид), число которых различно у разных видов (от 3 до 5 тыс.). В передней части тела находятся молодые членики (гермафродитные), на задней — зрелые. Форма проглоттид меняется в связи с их ростом и развитием в них полового аппарата. Ближе к шейке в члениках отсутствуют половые органы. По мере удаления сначала появляется мужская половая система, затем женская, и членики становятся гермафродитными. К концу стробилы проглоттиды становятся зрелыми —

в них преимущественно развита матка, набитая яйцами. У многих видов цестод матка закрытая, т. е. не имеет наружного отверстия, поэтому яйца попадают наружу путем отрыва зрелых члеников. У лентецов матка имеет выводное отверстие на брюшной стороне, поэтому яйца выводятся наружу с экскрементами хозяина.

Кожно-мускульный мешок имеет типичное строение для плоских червей. Снаружи тегумент покрыт микроворсинками (микротрихиями), через которые всасывается пища из кишечника хозяина.

Полость тела отсутствует.

Пищеварительная система отсутствует. Пищу поглощают всей поверхностью тела (паразиты тонкого кишечника, где находится уже переваренная и подготовленная к усвоению пища).

Нервная и *выделительная системы* имеют типичное для плоских червей строение.

Органы чувств отсутствуют. В коже находятся осязательные и хеморецепторные клетки. Дыхательная и кровеносная системы отсутствуют.

Половая система гермафродитная. Оплодотворение внутреннее, осеменение перекрестное, у крупных видов может происходить между члениками одной особи.

Мужская половая система состоит из различного числа семенников, от которых идут семявыносящие протоки, сливающиеся друг с другом и впадающие в общий семяпровод, который переходит в семяизвергательный канал. Его мускулистые стенки образуют копулятивный орган — циррус.

Женская половая система состоит из лопастного яичника (у бычьего цепня — две доли, у свиного — три доли) и яйцевода, впадающего в оотип; сюда же впадают протоки от непарного желточника, тельца Мелиса и влагалище, а отходит слепо замкнутый ветвящийся канал — матка, где созревают яйца. Влагалище открывается женским половым отверстием в клоаку.

Плодовитость цестод велика. Так, бычий цепень в год продуцирует около 600 млн яиц, а за всю жизнь (18—20 лет) он может произвести около 11 млрд яиц.

Развитие протекает со сменой хозяев. Окончательный хозяин — позвоночные животные, промежуточный — беспозвоночные и позвоночные животные. В кишечнике промежуточного хозяина из яйца выходит личинка с шестью крючьями — *онкосфера*. Она с током крови заносится в ткани и органы, где превращается в личиночную пузырчатую стадию — *финну*. Различают следующие типы финн: *цистицерк* (пузырь, внутрь которого ввернута одна головка ленточного червя), *ценур* (пузырь, внутри которого имеется несколько головок), *цистицеркоид* (кроме пузыря имеется хвостовидный придаток), *плероцеркоид* (имеется головка и плотное тело без пузырчатой задней части), *эхинококк* (материнский двухслойный пузырь, внутри которого располагаются дочерние и внучатые пузыри, в каждом из которых образуется головка). Окончательный хозяин, поедая мясо промежуточного хозяина с финнами, заражается ленточными червями (рис. 110).

Жизненный цикл бычьего (невооруженного) цепня сложный, со сменой хозяев и личиночных стадий (онкосфера и финна). Окончательный хозяин только человек, промежуточный — крупный рогатый скот.

Больной человек выделяет с фекалиями членики и яйца паразита, содержащие онкосферы, которые попадают в траву, сено, корм и съедаются скотом. В желудке оболочка яиц растворяется и выходит онкосфера, которая проникает через стенку кишечника и попадает с током крови во внутренние органы (печень, мышцы). Здесь онкосфера останавливается и превращается в стадию финны.

Человек заражается при употреблении термически плохо обработанного финнозного мяса. В тонком кишечнике человека из финны развивается половозрелый бычий цепень.

Жизненный цикл свиного (вооруженного) цепня (рис. 111) имеет сходный характер развития с бычьим цепнем, но есть некоторые отличия. Человек может быть как промежуточным, так и окончательным хозяином, а свинья только промежуточным.

Онкосферы с током крови заносятся во внутренние органы (мозг, глаза), где развиваются в финну цистицерк, вызывая тяжелое заболевание — цистицеркоз.

Жизненный цикл широкого лентеца. Окончательный хозяин — человек, собака, кошка и дикие животные, поедающие рыбу; промежуточные — циклоп и пресноводная рыба.

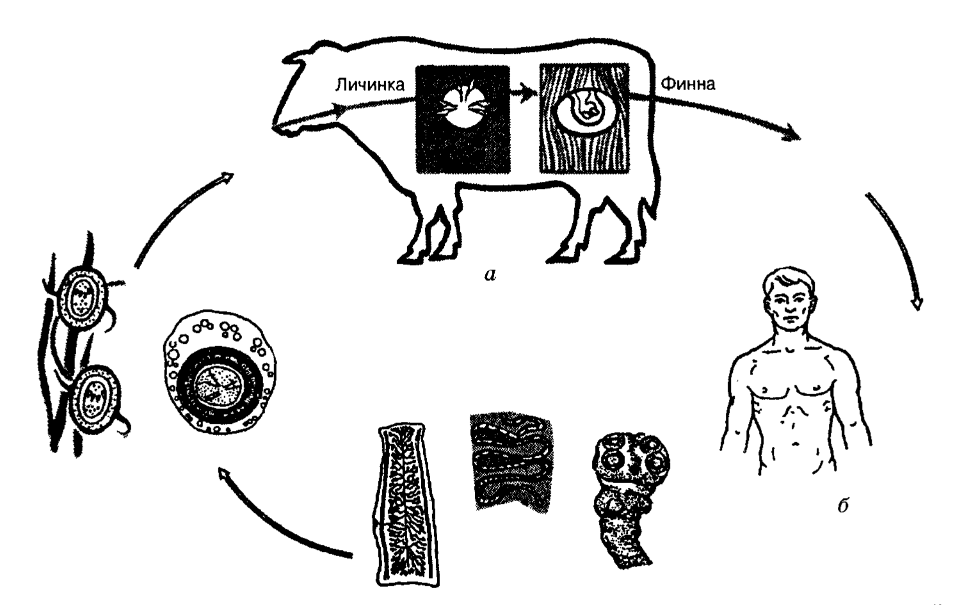


Рис. 110. Жизненный цикл бычьего цепня: *а* — промежуточный хозяин; *б* — окончательный хозяин

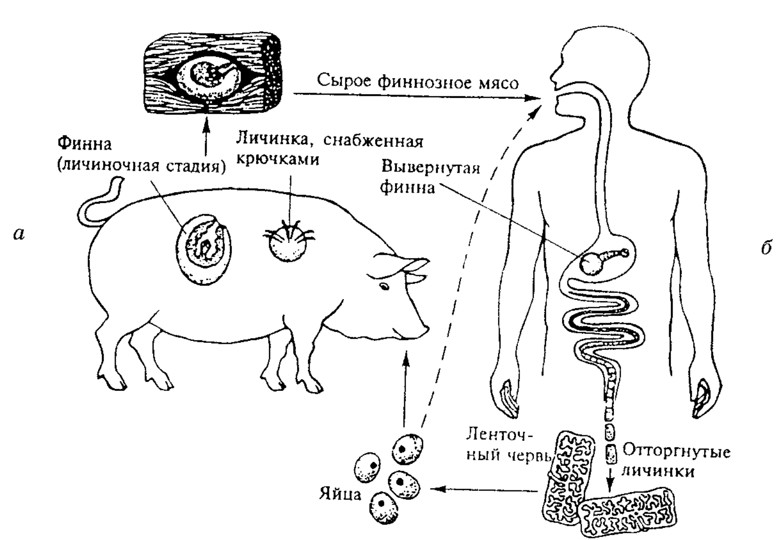


Рис. 111. Цикл развития свиного цепня: *а* — промежуточный хозяин ; *б* — окончательный хозяин

Больной человек выделяет яйца, которые для дальнейшего развития должны попасть в воду. Из оболочки яйца освобождается онкосфера (корацидий) — свободноплавающая личинка, которая попадает в организм первого промежуточного хозяина циклопа, где превращается в червеобразную личинку — *процеркоид*. В случае проглатывания циклопа рыбой процеркоид из кишечника проникает во внутренние органы и мускулатуру рыбы и превращается в финну *плероцеркоид*. У человека, съевшего рыбу, плероцеркоид развивается в половозрелого лентеца.

Жизненный цикл эхинококка. Окончательный хозяин — собака, волк, лисица; промежуточный — человек, корова, овца. Половозрелая стадия паразитирует в кишечнике окончательного хозяина и состоит из 3—4 члеников длиной 5—6 мм. Личинки обладают крупными размерами, представляя собой пузыри — финны эхинококк, которые развиваются во внутренних органах промежуточных хозяев. Человек заражается яйцами паразита при неосторожном обращении с собаками.

Заболевания, вызываемые цестодами, называются *цестодозами*.

Тип круглые, или первичнополостные, черви

Основные ароморфозы: появление первичной полости тела; появление заднего отдела кишечника и анального отверстия; раздельнополость.

Известно около 100 тыс. видов, среди которых большое число как паразитических, так и свободноживущих видов, которые заселяют моря, пресные воды и почву. Паразитические черви встречаются у всех много-

клеточных животных, а также у многих растений. Круглые черви выше плоских червей по уровню организации.

Характерные признаки:

1. Многоклеточные, трехслойные животные.
2. Обладают билатеральной симметрией тела.
3. Стенка тела веретеновидной формы, в поперечном сечении округлое, с заостренными передним и задним концами.
4. Покровы имеют плотную эластичную оболочку — кутикулу, защищающую тело от механических повреждений и неблагоприятных условий.
5. Стенка тела представлена кожно-мускульным мешком, состоящим из гиподермы и одного слоя продольных мышц.
6. Полость тела — первичная (не имеет собственной эпителиальной выстилки). Обеспечивает постоянную форму тела за счет полостной жидкости, находящейся под высоким давлением (гидроскелет). Участвует в распределении питательных веществ и в выведении продуктов обмена.
7. Пищеварительная система представлена прямой трубкой и состоит из трех отделов: переднего и заднего (эктодермального), среднего (энтодермального). Передний отдел кишечника дифференцирован и состоит из ротового отверстия, окруженного губами, мускульной глотки, пищевода. Средний и задний отделы кишечника заканчиваются анальным отверстием на заднем конце тела. Пища проходит в одном направлении и лучше всасывается. Различают полостное и пристеночное пищеварение.
8. Нервная система стволовая лестничного типа, состоит из окологлоточного нервного кольца и продольных стволов, расположенных в спинном и брюшном валиках гиподермы.
9. Органы чувств наиболее развиты у свободноживущих видов. У них имеются органы зрения, осязания и химического чувства. У паразитов органы чувств редуцированы.
10. Выделительная система представлена видоизмененными протонефридиями и особыми кожными гиподермальными железами. Выделительные каналы проходят в боковых валиках гиподермы.
11. Дыхательная система отсутствует. У свободноживущих газообмен осуществляется путем диффузии через всю поверхность тела. У паразитов дыхание анаэробное.
12. Кровеносная система отсутствует.
13. Половая система. Раздельнополые, с выраженным половым диморфизмом. У самцов задний конец тела закручен на брюшную сторону, имеются специальные органы, способствующие оплодотворению. Половые органы имеют трубчатое строение. Оплодотворение внутреннее.
14. Развитие прямое. Жизненный цикл паразитических нематод часто

сопровождается сменой хозяев, сред обитания, миграциями в организме хозяина.

Тип круглые черви включает: класс Брюхоресничные, или Гастротрихи, класс Нематоды, или собственно круглые, класс Волосатиковые, класс Коловратки.

Класс Нематоды, или собственно круглые черви

Класс Нематоды, или собственно круглые черви — это самый обширный класс. Известно около 400 тыс. видов, включающих как свободноживущих (плектус), так и паразитических нематод. К числу наиболее распространенных паразитических относятся: среди животных и человека — аскарида, острица, трихинелла, а также среди растений — свекловичная и стеблевая нематоды (рис. 112, 113).

Аскарида человеческая паразитирует в тонком кишечнике человека. Тело длиной 20–30 см у самок, 15—20 см у самцов, округлое, органы прикрепления отсутствуют.

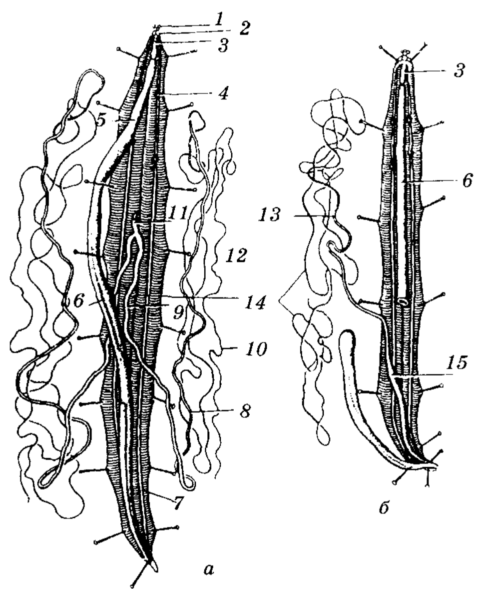


Рис. 112. Строение аскариды: *а* — самка, *б* — самец. *1* — губы; *2* — нервное кольцо; *3* — глотка; *4* — фагоцитарные клетки; *5* — «пищевод», *6* — средняя кишка; *7* — боковой валик гиподермы с выделительным каналом; *8* — яйцевод; *9* — матка; *10* — яичник; *11* — влагалище; *12* — брюшной валик гиподермы; *13* — семяпровод; *14* — семенник; *15* — семяизвергательный канал

Жизненный цикл аскариды имеет ряд особенностей. Яйца аскариды вместе с экскрементами выходят во внешнюю среду, где начинается дробление и формирование личинки внутри яйца. Для этого необходимы условия: влажность, доступ кислорода, температура (20—25 °С) и время (2—3 недели). Яйца, содержащие сформированную личинку, становятся инвазионными, т. е. способными к дальнейшему развитию в теле хозяина (человека). В организм человека инвазионные яйца попадают с плохо промытыми овощами, фруктами, а также с водой. В кишечнике личинки выходят из яйца, активно проникают через стенку кишечника в кровеносные сосуды и с током крови мигрируют по организму (в течение двух недель). По воротной вене личинки заносятся в печень, затем по нижней полой вене попадают в правое предсердие, желудочек, а оттуда по легочной артерии —

Сравнительная характеристика плоских червей

Особенности строения и образа жизни	Ресничные черви	Сосальщики	Ленточные черви
Представители	Молочная планария	Печеночный сосальщик	Бычий и свиной цепни
Среда обитания	Пресные воды, моря, редко суша	Паразиты животных и человека	Паразиты животных и человека
Образ жизни	Плавающие хищники	Прикрепленные паразиты кишечника	Прикрепленные паразиты кишечника
Симметрия	Двусторонняя	Двусторонняя	Двусторонняя
Форма тела	Плоская удлиненная, с обособленным передним концом	Плоская листовидная или удлиненная с двумя присосками	Плоская лентовидная, головка — орган прикрепления с четырьмя присосками, крючьями. Тело обычно членистое (стробила)
Питание	Хищники	Паразиты	Паразиты
Кожно-мускульный мешок	Ресничный эпителий; поперечные, продольные, диагональные мышцы	Эпителий без ресничек, тегумент, поперечные, продольные, диагональные мышцы	Эпителий без ресничек, покрытый микроворсинками; тегумент, поперечные, продольные, диагональные мышцы
Пищеварительная система	Глотка, средняя кишка (чаще с тремя ветвями)	Глотка, средняя кишка с двумя ветвями	Нет (питание через покровы)
Выделительная система	Протонефридиальная	Протонефридиальная	Протонефридиальная
Тип дыхания	Аэробное	Анаэробное	Анаэробное
Органы дыхания	Отсутствуют	Отсутствуют	Отсутствуют
Транспорт веществ	Диффузный	Диффузный	Диффузный
Полость тела	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует
Нервная система	Диффузная, стволовая лестничного типа (ортогон)	Стволовая лестничного типа (ортогон)	Стволовая лестничного типа (ортогон)

Окончание

Особенности строения и образа жизни	Ресничные черви	Сосальщики	Ленточные черви
Органы чувств	Глаза, щупальца, статоцисты	Хеморецепторы, осязательные клетки	Хеморецепторы, осязательные клетки
Половая система	Гермафродитная	Гермафродитная	Гермафродитная
Фазы развития	Яйцо — червь (прямое)	Яйцо — личинка — червь (с чередованием поколений и сменой хозяев)	Яйцо — личинка — червь (без чередования поколений, но обычно со сменой хозяев)

в легкие. Из капилляров легких личинки проникают в альвеолы и бронхи. Человек кашляет, выделяется мокрота, и вместе с ней личинки вторично проглатываются и оказываются в кишечнике, где растут и достигают половой зрелости. Продолжительность миграции личинки от выхода из яйца до половозрелости не менее 75 дней (рис. 114). Продолжительность жизни аскариды 10—12 месяцев.

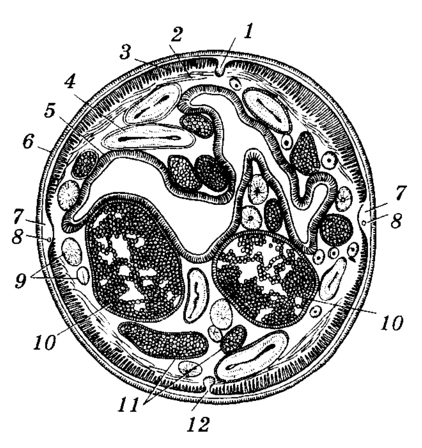


Рис. 113. Аскарида (самка). Поперечный срез: *1* — спинной валик гиподермы; *2* — плазматические отростки мышечных клеток; *3* — мышечные клетки; *4* — яичник в продольном разрезе; *5* — стенка кишечника; *6* — кутикула; *7* — боковой валик гиподермы; *8* — канал выделительной системы; *9* — поперечный срез яичника; *10* — матка; *11* — яйцевод в продольном разрезе; *12* — брюшной валик гиподермы

Взрослые аскариды, поглощая питательные вещества из кишечника хозяина, выделяют токсические продукты метаболизма, что способствует возникновению расстройства работы кишечника и нарушению нервной системы. При массовом заражении происходит закупорка кишечника. Личинки аскарид во время миграции вызывают механические повреждения стенок кишечника, кровеносных сосудов и дыхательных путей.

Острицы паразитируют в нижних отделах тонкого и толстом кишечнике человека. Тело длиной 12 мм у самок, 5 мм у самцов. Чтобы отложить яйца, самки выходят на поверхность кожи через анальное отверстие, вызывая при этом зуд. При расчесывании яйца попадают под ногти, а затем через руки или предметы обихода могут попасть в рот — происходит заражение. Эти паразиты особенно часто встречаются у детей. Продолжительность жизни острицы составляет около месяца. Развитие в организме хозяина происходит без миграции личинок, возможно самозаражение.

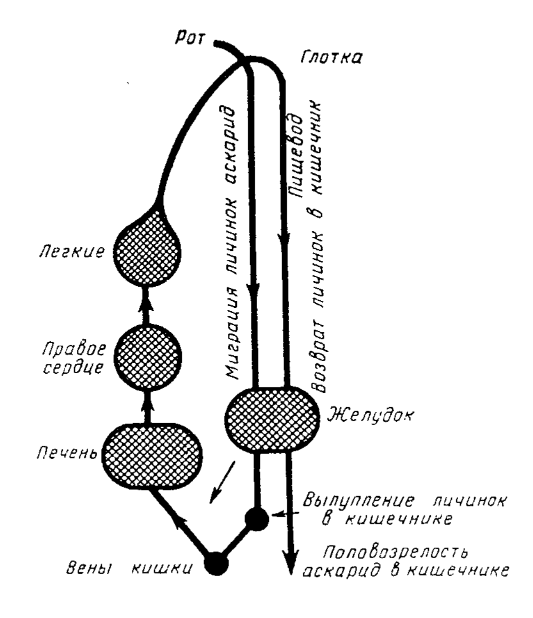


Рис. 114. Схема миграции личинок аскариды в теле человека

Трихинелла паразитирует в кишечнике свиней, грызунов, различных плотоядных животных и человека. Личинки обитают в крови и в поперечно-полосатых мышцах. При этом мышечное волокно разрушается и вокруг личинки возникает соединительная капсула. Заражение человека происходит при поедании зараженного мяса свиньи.

Существуют нематоды, паразитирующие в подкожной клетчатке, мышцах, глазах и крови человека.

Нематоды — *паразиты растений* — способны поражать любые вегетативные органы растений. *Галловые нематоды* поселяются на корнях томатов и огурцов, снижая продуктивность растений. *Свекловичная нематода* паразитирует в корнеплодах сахарной свеклы, вызывая изменения в структуре корнеплода, нарушает темпы роста и снижает урожайность. *Стеблевая нематода* картофеля, поселяясь в клубнях, превращает их в труху.

Заболевания, вызываемые нематодами, называются *нематодозами*.

Тип кольчатые черви, или кольчецы

Основные ароморфозы: появление вторичной полости тела (целома), метамерное строение тела, появление замкнутой кровеносной системы, выделительная система метанефридиального типа, более высокоорганизованная нервная система, органы чувств, возникновение органов дыхания и движения.

Известно около 12 тыс. видов. Свободноживущие, обитают в почве, пресных водоемах и морях. Отличаются более высоким уровнем организации, чем плоские и круглые черви.

Характерные признаки:

1. Многоклеточные, трехслойные животные.
2. Двусторонняя (билатеральная) симметрия тела.
3. Вторичная полость тела (целом) выстлана эпителием мезодер-

мального происхождения. Головная и анальные лопасти целома не имеют.
4. Метамерность внешнего и внутреннего строения (метамерия — это повторение одинаковых частей, или колец, вдоль главной оси тела). Тело характеризуется гомономной сегментацией, т. е. состоит из однородных сегментов (колец).
5. Тело состоит из головной лопасти, сегментированного туловища и задней анальной лопасти.
6. Кожно-мускульный мешок состоит из однослойного эпителия, выделяющего тонкую кутикулу, и двух слоев мышц: кольцевых и продольных.
7. Движение за счет сокращения мышц или парных боковых мускульных выростов — параподий.
8. Пищеварительная система состоит из трех отделов: передний и задний отделы эктодермального происхождения, средний — энтодермального. Рот (на первом сегменте туловища) ведет в мускулистую глотку, за которой следуют дифференцированные отделы кишечника (пищевод, зоб, желудок). Средняя кишка — прямая и длинная. Задняя — короткая, открывающаяся наружу отверстием на анальной лопасти. У некоторых видов имеются слюнные железы.
9. Нервная система стволовая. Представлена окологлоточным нервным кольцом, состоящим из надглоточного и подглоточного ганглиев, соединенных между собой нервными тяжами, и брюшной нервной цепочки, образованной двумя продольными нервными стволами. В каждом сегменте в стволах имеется два сближенных нервных узла, соединенные нервными волокнами. От нервных узлов отходят периферические ветви.
10. Органы чувств хорошо развиты, представлены глазами, обонятельными ямками, щупальцевыми придатками. Исключение составляют роющие и обитающие в толще грунта черви.
11. Выделительная система представлена метанефридиями (эктодермального происхождения), выполняющими функции органа выделения и регуляции водно-солевого обмена в организме. Продуктом выделения является мочевая кислота. Метанефридии расположены по два в каждом сегменте и состоят из воронки, окруженной ресничками, открывающейся в целом. От воронки отходит каналец, который пронизывает перегородку между сегментами и открывается наружу выделительным отверстием на боковой стенке сегмента.
12. Кровеносная система замкнутая. Кровь циркулирует только по сосудам и не смешивается с полостной жидкостью. Два главных кровеносных сосуда — спинной (по нему кровь течет от заднего конца тела к переднему) и брюшной (по нему кровь течет в обратном направлении) — соединены в каждом сегменте кольцевыми сосудами. Сердца нет. Его функцию выполняют спинной сосуд или пульсирующие кольцевые сосуды в переднем отделе тела. От главных сосудов отходят капилляры к коже и органам. В крови кольчатых червей имеется дыхательный пигмент гемоглобин красного цвета, который переносит кислород, проникающий в кровь через кожные покровы, ко всем органам, а от них транспортирует в капилляры кожи углекислый газ.

13. Газообмен осуществляется через покровы тела, так как в коже развита густая сеть капилляров. У морских кольчатых червей возникают жабры (тонкостенные выросты стенок параподий с густой сетью мелких кровеносных сосудов).
14. Половая система раздельнополая и гермафродитная. Оплодотворение внутреннее (у наземных) или наружное (у водных). Гонады развиваются в отдельных сегментах, гаметы выводятся через специальные половые отверстия или через воронки метанефридиев. Помимо полового размножения у некоторых морских форм встречается бесполое (поперечное деление и почкование).
15. Развитие прямое (у наземных и пресноводных) и с неполным метаморфозом (у морских форм), при котором образуется плавающая личинка — трохофора.

Тип кольчатые черви включает: *класс Малощетинковые, класс Многощетинковые, класс Пиявки.*

Класс Малощетинковые черви (олигохеты)

Класс Малощетинковые черви (олигохеты) — свободноживущие, обитают в пресной воде и почве. Известно около 5 тыс. видов. Наиболее распространенным представителем является *дождевой червь.* Живет в рыхлых, богатых перегноем почвах, проделывая в земле ходы.

Строение. Тело вытянутое, длиной 15—30 см. Состоит из головной лопасти, сегментов туловища (до 180) и анальной лопасти. В передней трети тела находится поясок — утолщение, образованное скоплением слизистых желез.

Покров. Тело покрыто слизью, которая выполняет функции защиты, облегчения скольжения в почве и дыхания. Кожа покрыта кутикулой. В составе кожно-мускульного мешка кольцевые и продольные мышцы, действующие как антагонисты. По бокам тела в каждом сегменте расположены четыре пары щетинок для передвижения в почве.

Органы чувств — осязательные и светочувствительные клетки, разбросанные по всей поверхности тела.

Пищеварительная система. Червь питается гниющими растительными остатками. С помощью мускулистой глотки затягивает пищу с землей в пищевод. В глотку открываются протоки известковых желез, вырабатывающих секрет, ощелачивающий почву. Задняя часть пищевода расширяется и образует зоб, где пища накапливается, набухает и подвергается воздействию ферментов. Затем пища поступает в мускулистый желудок и в среднюю кишку. Стенка кишки образует внутреннюю складку (канал

Сравнительная характеристика плоских и круглых червей

Тип	Плоские черви		Круглые черви
Класс	Сосальщики	Ленточные черви	Собственно круглые черви
Строение	Тело плоское, листовидной формы. Кожно-мускульный мешок: тегумент, косые, поперечные и продольные мышцы. Промежутки между органами заполнены паренхимой. Органы прикрепления — ротовая и брюшная присоски	Тело плоское, лентовидной формы, членистое, включает: головку (сколекс), шейку, членики (проглоттиды). Кожно-мускульный мешок: тегумент (с многочисленными выростами, участвующими в питании), поперечные, продольные, диагональные, мышцы. Промежутки между органами заполнены паренхимой. Органы прикрепления — присоски (4)	Тело удлиненное, цилиндрической формы, в поперечном сечении округлое. Кожно-мускульный мешок: кутикула, гиподерма, слой продольных мышц (разделен валиками гиподермы на четыре продольные ленты). Первичная полость тела, заполненная жидкостью (гидроскелет)
Пищеварительная система	Рот (ротовая присоска), глотка, пищевод, каналы средней кишки слепо замкнутые, непереваренные остатки пищи удаляются через рот	Отсутствует, поглощают пищу всей поверхностью тела выростами тегумента. Тип питания связан с паразитированием в тонкой кишке, где переваренная пища готова к всасыванию	Ротовое отверстие, окруженное кутикулярными губами (3), глотка, пищевод, средняя кишка, задняя кишка, заканчивающаяся анальным отверстием. Кишечник образует прямую трубку, тянущуюся через все тело.
Выделительная система	Протонефридиального типа: терминальные (звездчатые) клетки с системой разветвленных канальцев. Выделительный канал заканчивается выделительной порой на заднем конце тела	Протонефридиального типа. Разветвленные канальцы соединены между собой двумя боковыми каналами, заканчивающимися выделительной порой на заднем конце тела	Одноклеточные кожные (гиподермальные) железы, заменившие протонефридии, расположенные в переднем конце тела с отходящими выделительными каналами (в боковых валиках гиподермы). Фагоцитарные клетки
Нервная система	Стволовая лестничного типа (парный головной нервный узел, два нервных ствола, соединенные комиссурами) — ортогон. Органы чувств — хеморецепторы, осязательные клетки	Стволовая лестничного типа (парный головной нервный узел, два нервных ствола, соединенные комиссурами) — ортогон. Органы чувств — хеморецепторы, осязательные клетки	Стволовая, окологлоточное нервное кольцо, продольные нервные стволы, соединенные комиссурами. Органы чувств — хеморецепторы, осязательные клетки
Половая система	Гермафродиты. Мужская: парные семенники, парные семяпроводы, извитой семяизвергательный канал, направленный в половую клоаку. Женская: яичник, короткий яйцевод, оотип, в который впадают протоки гроздевидных желточников, семяприемник, лауреров канал, тельца Мелиса. От оотипа отходит длинный извитой канал матки, открывающийся в половую клоаку	Гермафродиты. Мужская и женская половые системы представлены в каждом гермафродитном (незрелом) членике. Мужская: многочисленные семенники, разбросанные в паренхиме, семявыносящие протоки, соединяющиеся в общий семяпровод и открывающийся в половую клоаку. Женская: дольчатый яичник, яйцевод, оотип, в который впадают непарный желточник, тельце Мелиса. От оотипа отходят матка, заканчивающаяся слепо, влагалище, открывающееся в половую клоаку. В зрелом членике матка по мере накопления яиц увеличивается в размере, заполняет весь членик	Раздельнополые (хорошо выраженный половой диморфизм). Трубчатого строения. Мужская (непарная): семенник, семяпровод, семяизвергательный канал, впадающий в заднюю кишку. Женская (парная): яичники, яйцеводы, матка, непарное влагалище, открывающееся непарным половым отверстием на брюшной стороне тела
Жизненный цикл	Со сменой хозяев и чередованием поколений. Основной хозяин (человек, крупный рогатый скот) — половозрелая особь марита, выделяющая яйца во внешнюю среду. Промежуточный хозяин (пресноводный моллюск) — мирацидий, активно внедряющийся в тело моллюска, спороциста, редий, церкарий, выходящий из моллюска в воду, адолескарий (инцистированный церкарий во внешней среде)	Со сменой хозяев и чередованием поколений. Основной хозяин (человек) — половозрелая особь, выделяющая зрелые членики во внешнюю среду. Промежуточный хозяин (крупный рогатый скот) — включает две личиночные стадии — онкосфера и финна. Онкосфера развивается в яйце и с током крови заносится в мышцы, где образуется финна (пузырь с ввернутой головкой)	Без смены хозяев и чередования поколений. У геогельминтов яйца и личинки развиваются во внешней среде

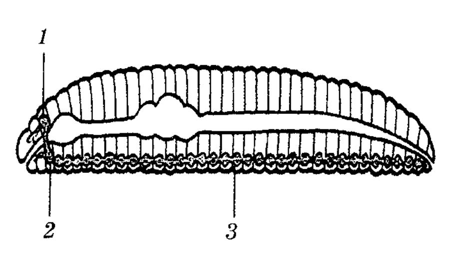


Рис. 115. Нервная система дождевого червя: *1* — надглоточный нервный узел; *2* — подглоточный нервный узел; *3* — брюшная нервная цепочка

тифлозолиса) для увеличения всасывающей поверхности. Непереваренные остатки пищи и земля удаляются через анальное отверстие.

Дыхательная система. Газообмен происходит в подкожных капиллярах, которые образуют хорошо развитую сеть. Кислород растворяется в слизи, покрывающей тело червя, а затем диффундирует в кровь. В обратном направлении происходит удаление углекислого газа.

Строение кровеносной, нервной (рис. 115) и выделительной систем соответствует характеристике типа.

Размножение *половое*. Гермафродиты. Мужские половые клетки образуются в парных семенниках (10—11 сегменты тела). Семявыводящие каналы, сливаясь, образуют продольный канал, открывающийся половым отверстием (15 сегмент). Женская половая система представлена парными яичниками (13 сегмент) и яйцеводами, открывающимися половыми отверстиями (14 сегмент). На 9—10 сегментах тела имеются кожные впячивания — две пары семяприемников с отверстиями на брюшной стороне. В период размножения у дождевых червей образуется железистый поясок (32—37 сегменты). Поясок выделяет слизистую «муфту», соединяющую двух червей. Оплодотворение перекрестное. «Муфта» сползает с головного конца тела и замыкается, образуя кокон с развивающимися яйцами.

Развитие прямое. Из кокона выползают маленькие червячки, похожие на взрослые особи. У дождевых червей редко наблюдается бесполое размножение поперечным делением. Хорошо выражена способность к регенерации.

Класс Многощетинковые черви (полихеты)

Класс Многощетинковые черви (полихеты) — свободноплавающие или прикрепленные морские животные. Известно около 8 тыс. видов. Представители: пескожил, нереида, серпула.

Строение. Тело состоит из головного отдела, сегментированного туловища и анальной лопасти (рис. 116). Сегменты, образующие тело, могут быть одинаковыми по строению и выполняемым функциям (нереида) или разными (пескожил). Головной отдел хорошо обособлен. Имеются органы чувств: осязания, светочувствительные простые глазки, обоняния, равновесия (статоцисты).

На туловищных сегментах имеются боковые выросты со щетинками — параподии. Это примитивные конечности, при помощи которых

они совершают синхронные движения подобно веслам (плавают, ползают, роются в грунте). У прикрепляющихся видов они редуцированы. Параподия состоит из базальной части и двух лопастей — спинной (нотоподия) и брюшной (невроподия). У основания параподии на спинной стороне имеются спинной усик, а на брюшной — брюшной. Спинной усик у некоторых превращен в перистые жабры (газообмен в водной среде). Параподии имеют пучки щетинок, состоящие из органического вещества, близкого к хитину.

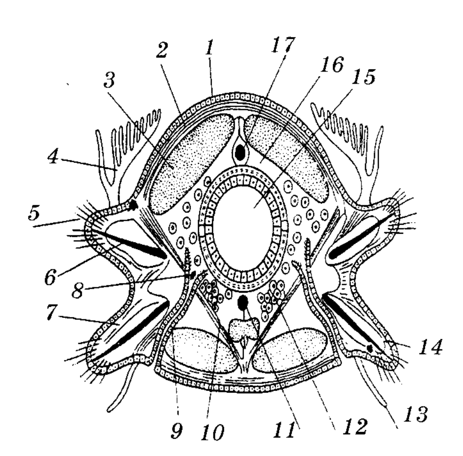


Рис. 116. Схема поперечного разреза многощетинкового червя: *1* — кожный эпителий; *2* — кольцевые мышцы; *3* — продольные мышцы; *4* — спинной усик, превратившийся в жабру; *5* — спинная ветвь параподии; *6* — опорная щетинка; *7* — мышцы параподии; *8* — воронка нефридия; *9* — канал нефридия; *10* — косая мышца; *11* — брюшной сосуд; *12* — яичник; *13* — брюшной усик параподии; *14* — брюшная ветвь параподии, *15* — кишечник; *16* — целом; *17* — спинной сосуд

Половая система. Раздельнополые. Гонады распределены по всему телу. Оплодотворение наружное.

Развитие с метаморфозом. Плавающая личиночная стадия — трохофора, которая обеспечивает расселение видов.

Класс Пиявки

Класс Пиявки — встречаются как свободноживущие, так и паразитические формы, питающиеся кровью, реже — хищники. Известно около 400 видов пиявок, обитающих в пресных водах, морях и на суше. Представитель — медицинская пиявка (рис. 117).

Строение. Тело сплющено в спиннобрюшном направлении. Щетинки отсутствуют. Целом редуцирован и превращен в систему полостей с кровью, не имеющих собственных стенок — лакун. Пространство между органами заполнено паренхимой. Имеются две присоски — передняя и задняя. Передняя присоска окружает рот с тремя острыми челюстями, которыми она прокусывает кожу.

Пищеварительная система. В ротовую полость пиявок открываются протоки слюнных желез, секрет которых содержит белок гирудин, препятствующий свертыванию крови. Мускулистая глотка служит для засасывания крови, которая по короткому пищеводу поступает в желудок (измененная средняя кишка). Здесь имеются многочисленные боковые карманы (депо крови). Заканчивается кишечник короткой задней кишкой. Напившаяся крови медицинская пиявка увеличивается в объеме в несколько раз. Запаса крови ей хватает на несколько месяцев.

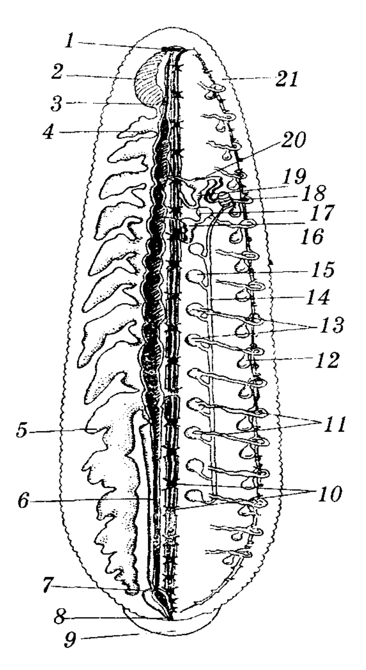


Рис. 117. Внутреннее строение медицинской пиявки: *1* — церебральные ганглии; *2* — глотка; *3* — пищевод; *4* — желудок; *5* — задний вырост желудка; *6* — средняя кишка; *7* — задняя кишка; *8* — анальное отверстие; *9* — задняя присоска; *10* — ганглии брюшной нервной цепочки; *11* — метанефридии; *12* — мочевой пузырь; *13* — семенные мешки; *14* — семяпровод; *15* — ресничная воронка метанефридия; *16* — влагалище; *17* — яйцевой мешок с яичником; *18* — придаток семенника; *19* — мужской совокупительный орган; *20* — предстательная железа; *21* — боковая лакуна

Кровеносная система редуцирована в связи с особенностями питания. Собственные сосуды исчезают, а вместо них образуются тонкостенные синусы, расположенные по бокам тела. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела.

Выделительная система метанефридиального типа. Метанефридии (17 пар) открываются воронкой в боковое отверстие брюшного синуса, а нефропорой — наружу. Воронка не соединяется с каналом метанефридия и жидкие продукты проникают из нее в канал путем осмоса.

Половая система. Гермафродиты. Оплодотворение перекрестное. Размножение половое. Развитие прямое, происходит медленно, живут до 18 лет.

Способность к регенерации у пиявок утрачена в связи с высокой специализацией.

Значение *кольчатых червей*: участие в минерализации органических веществ в биоценозах; дождевые черви увеличивают плодородие почвы (рыхлят, обогащают органическими веществами, способствуют аэрации и проникновению влаги, улучшают процессы нитрификации). Медицинские пиявки используются в медицине (для кровопускания при лечении гипертонии, для снижения свертываемости крови и др.). Кроме того, кольчатые черви — корм для морских животных, имеют также промысловое значение.

Тип моллюски, или мягкотелые

Основные ароморфозы: формирование сердца, образование наружного скелета — раковины.

Известно 113 тыс. видов моллюсков. Свободноживущие, обитают в морях, пресных водах, на суше.

Сравнительная характеристика классов кольчатых червей

Особенности строения и образа жизни	Многощетинковые	Малощетинковые	Пиявки
Представители	Нереида	Дождевой червь	Медицинская пиявка
Среда обитания	Море	Пресные воды, почва	Пресные воды, реже море, суша
Образ жизни	Хищники и фильтраторы, плавающие, ползающие, сидячие	Плавающие, роющие, питающиеся растительными остатками	Кровососы и хищники
Форма тела	Сегментированное тело с головным отделом и часто с парными конечностями, есть щетинки	Сегментированное тело без конечностей, с опорными щетинками	Сегментированное тело с передней и задней присосками, без конечностей и щетинок
Кожно-мускульный мешок	Кутикула, эпителий, кольцевые и продольные мышцы	Эпителий, кольцевые и продольные мышцы	Кутикула, эпителий, кольцевые и продольные мышцы
Полость тела	Вторичная (целом)	Вторичная (целом)	Вторичная (целом)
Пищеварительная система	Передний отдел (глотка), пищевод, средний и задний отделы	Передний отдел (глотка, пищевод, зоб, желудок), средний и задний отделы	Передний отдел (ротовая полость с челюстями, глотка со слюнными железами), средний отдел (с боковыми карманами) и короткий задний отдел
Транспорт веществ	Кровь и полостная жидкость	Кровь и полостная жидкость	Кровь и полостная жидкость
Выделительная система	Парные метанефридии в каждом сегменте	Парные метанефридии в каждом сегменте	Парные метанефридии
Кровеносная система	Замкнутая без сердца	Замкнутая без сердца	Редуцирована, ее функцию выполняют продольные каналы вторичной полости тела

Окончание

Особенности строения и образа жизни	Многощетинковые	Малощетинковые	Пиявки
Дыхание	Кожное или жаберное	Кожное	Кожное
Нервная система	Стволовая: брюшная нервная цепочка с парными ганглиями	Стволовая: брюшная нервная цепочка с узлами (слившиеся парные ганглии)	Стволовая: брюшная нервная цепочка с узлами (слившиеся парные ганглии)
Органы чувств	Глазки, осязательные придатки, обонятельные ямки	Отдельные чувствительные клетки	Глазки, органы химического чувства
Половая система	Раздельнополая	Гермафродиты	Гермафродиты
Развитие	С личинкой трохофорой	Прямое без личинки	Прямое без личинки

Сравнительная характеристика типов плоских, круглых и кольчатых червей

Признаки	Плоские черви	Круглые черви	Кольчатые черви
Форма тела	Уплощенные	Круглые в поперечнике	Округлые в поперечнике, с более выпуклой спинной поверхностью
Сегментация	Отсутствует (исключение — паразитические ленточные черви)	Отсутствует	Развита наружная и внутренняя сегментация
Придатки тела	Нет	Нет	Параподии или ряды парных щетинок, у пиявок придатки отсутствуют
Наличие кутикулы	Нет	Кутикула толстая	Кутикула тонкая
Кожно-мускульный мешок	Эпителий, тегумент, поперечные, продольные и диагональные мышцы	Гиподерма, продольные мышцы	Эпителий, кольцевые и продольные мышцы
Полость тела	Отсутствует, занята клетками паренхимы	Первичная	Вторичная, сегментированная

Окончание

Признаки	Плоские черви	Круглые черви	Кольчатые черви
Транспорт веществ	Диффузный	Диффузный	Кровеносная система
Пищеварительная система	Передний и средний отделы, задней кишки нет	Передний, средний и задний отделы	Передний, средний и задний отделы
Дыхание	Кожное	Кожное	Кожное, могут быть жабры
Выделительная система	Протонефридии	Кожные железы, видоизмененные протонефридии	Метанефридии
Нервная система	Стволовая лестничная (ортогон)	Стволовая лестничная, с двумя более развитыми тяжами: спинным и брюшным	Стволовая, окологлоточное нервное кольцо и брюшная нервная цепочка
Половая система	Гермафродиты	Раздельнополые	Раздельнополые или гермафродиты
Развитие	Прямое или с личинкой	Прямое	С личинкой или прямое

Характерные признаки:
1. Многоклеточные, трехслойные животные.
2. Двусторонняя (билатеральная) симметрия тела, кроме брюхоногих моллюсков (асимметрия).
3. Первичноротые.
4. Целомическая полость сохраняется около сердца и половых желез. Пространство между органами заполнено соединительной тканью.
5. Тело несегментированное — состоит из головы, туловища и ноги или туловища и ноги. Покрыто мантией (кожная складка, свисающая со спины). Снаружи мантия выделяет раковину. Полость между телом и мантией называется мантийной полостью.
6. Имеется известковая раковина, состоящая из трех слоев: наружного — рогового, среднего — фарфорового, внутреннего — перламутрового. Различают цельную и двустворчатую раковины, различные по форме. Раковина выполняет функцию защиты тела от врагов и механических повреждений; играет роль наружного скелета, к которому прикрепляются мышцы. В некоторых случаях раковина может редуцироваться.

7. Мускулатура представлена отдельными мышцами, которые крепятся к раковине.
8. Орган передвижения — нога (мускульный вырост).
9. Пищеварительная система состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишки. Имеются слюнные железы, открывающиеся в глотку. У брюхоногих в глотке находится специальный орган для соскабливания и перетирания пищи — терка (радула), образованная множественными рядами поперечных кутикулярных зубчиков. Пищевод, часто расширяющийся в зоб, впадает в мешковидный желудок, являющийся частью средней кишки, в которую открываются протоки печени. Собственно средняя кишка переходит в короткую заднюю кишку, открывающуюся анальным отверстием в мантийную полость.
10. Нервная система стволовая — диффузно-узлового типа, состоящая из нескольких пар ганглиев, соединенных нервными стволами. У некоторых моллюсков происходит концентрация нервных ганглиев с образованием сложного головного мозга.
11. У ведущих активный образ жизни хорошо развиты органы чувств: сложно устроенные глаза, органы осязания (сенсорные клетки), химического чувства (осфрадии) и равновесия (статоцисты).
12. Органы выделения — «почки» (нефридии), имеют воронку в околосердечной сумке и открываются выделительным отверстием в мантийную полость.
13. Кровеносная система незамкнутая. Кровь из сосудов течет в промежутках между органами. Центральный орган кровообращения — сердце, состоит из одного желудочка и одного-двух предсердий.
14. Дыхание жаберное или легочное.
15. Половая система. Раздельнополые (головоногие, двустворчатые) или гермафродиты. От гонад отходят протоки — гонодукты (целомодукты). Оплодотворение наружное или внутреннее. Развитие прямое или с метаморфозом (личинка — трохофора, велигер, глохидия).

Тип Моллюски включает: *класс Брюхоногие, класс Двустворчатые, или Пластинчатожаберные, класс Головоногие.*

Класс Брюхоногие моллюски

Класс Брюхоногие моллюски — самый многочисленный класс моллюсков, известно более 90 тыс. видов. Свободноживущие, обитают в морях, пресных водоемах и на суше. Представители: виноградная улитка, голый слизень, прудовики. Раковина цельная, спирально закрученная, либо отсутствует (голые слизни). Наблюдается нарушение симметрии во внутреннем и внешнем строении.

Виноградная улитка (рис. 118). *Строение.* Тело разделено на голову, туловище и ногу. На голове находятся два щупальца — органы осязания.

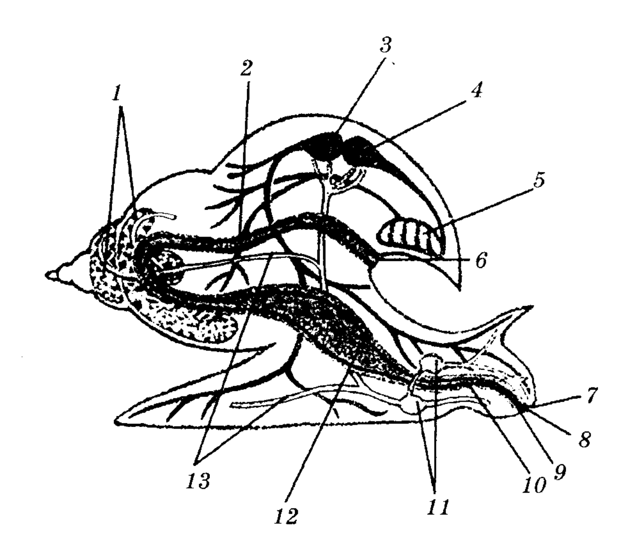


Рис. 118. Внутреннее строение виноградной улитки: *1* — печень; *2* — кишка; *3* — желудочек сердца; *4* — предсердие; *5* — легкое; *6* — анальное отверстие; *7* — радула (терка); *8* — рот; *9* — глотка; *10* — пищевод; *11* — нервные узлы; *12* — желудок; *13* — нервы

У основания щупалец расположены глаза. С брюшной стороны открывается рот. Тело заключено в спиральную раковину, которая имеет вершину и отверстие — устье, через которое высовывается голова, нога и нижняя часть туловища. За счет сильного мускула-ретрактора в случае опасности нога может быстро втягиваться внутрь раковины. На задней части ноги образуется пластинка, пропитанная известью, которая при втягивании прикрывает, как крышечкой, вход в устье раковины.

Пищеварительная система. Растительноядные. С помощью терки, расположенной в глотке, улитка соскабливает и перетирает пищу. В глотку открывается пара слюнных желез. У хищных улиток секрет слюнных желез содержит серную кислоту. За глоткой идет пищевод, расширяющийся в зоб, затем желудок, в который впадают протоки печени. Печень выделяет ферменты, растворяющие углеводы, и выполняет всасывательную функцию. Средняя кишка образует петли в туловище и переходит в заднюю кишку, заканчивающуюся анальным отверстием над головой.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце состоит из одного предсердия и одного желудочка. От желудочка берет начало аорта, которая ветвится и распадается на капилляры. Из лакун кровь собирается в венозные синусы, из которых попадает в капиллярную систему стенок мантийной полости, где обогащается кислородом и по выносящим сосудам возвращается в сердце.

Выделительная система представлена непарной почкой метанефридиального типа, которая одним концом открывается в околосердечную полость, а другим — в мантийную.

Дыхательная система. Легкое (особый отдел мантийной полости), стенки которого оплетены кровеносными капиллярами, где происходит газообмен.

Нервная система стволовая диффузно-узлового типа. Состоит из пяти пар нервных узлов: церебральных — иннервируют органы чувств; педальных — ногу; плевральных — мантию; париетальных и висцеральных — органы дыхания, осфрадии и внутренние органы.

Органы чувств. Орган зрения — глаза: у основания щупалец (прудовик); на вершине длинных щупалец (улитка). Органы вкуса, осязания и обоняния — короткие щупальца. Органы осязания и химического чувства — осфрадии, по краю мантии. Органы равновесия — статоцисты, в ноге.

Половая система. Гермафродиты. Половая железа непарная. Оплодотворение перекрестное, внутреннее. Откладывают яйца в слизистый кокон.

Развитие прямое.

Большинство водных видов развиваются с метаморфозом — две личиночные стадии: трохофора и велигер (парусник) (рис. 119).

Класс Двустворчатые, или Пластинчатожаберные

Класс Двустворчатые, или Пластинчатожаберные — водные, малоподвижные донные моллюски с двустворчатой раковиной, полностью прикрывающей их тело. Известно около 20 тыс. видов. Представители: беззубка, перловицы, мидии, морской гребешок, устрицы, жемчужницы.

Биофильтраторы (питаются взвешенными в воде частицами органиче-ских веществ, планктоном). В связи с пассивным движением и питанием редуцировалась голова. У неподвижных форм редуцирована нога (устрицы). У некоторых, прикрепляющихся к субстрату форм в ноге имеется биссусная железа, выделяющая биссусные нити для прикрепления к твердой поверхности (мидии).

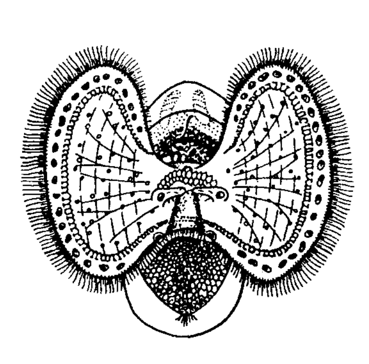


Рис. 119. Личинка раковинных моллюсков — парусник (велигер)

Беззубка обитает на дне пресных водоемов, зарывшись в грунт передним концом тела.

Строение. Раковина двустворчатая, длиной 10 см, скрепляется на спинной стороне эластичной связкой (способствует раскрыванию раковины). Створки плотно сжаты парой замыкательных мускулов. Тело состоит из ноги и туловища. Мускулистая нога имеет клиновидную форму и служит для передвижения, заякоривания в грунте. Мантийная полость сообщается с внешней средой с помощью сифонов — отверстий, образованных неполным смыканием раковины и мантии в задней части моллюска. В нижний (вводный) сифон поступает вода с растворенным кислородом, омывает жабры, пищу, мужские половые клетки. Через верхний (выводной) сифон вместе с водой выделяются также продукты выделения и непереваренные остатки пищи. Ток воды создается колебаниями мерцательных ресничек, покрывающих мантию изнутри.

Пищеварительная система. Способ питания — биофильтрация (в связи с пассивным образом жизни). Частицы пищи с током воды направляются к ротовому отверстию, окруженному двумя парами лопастей. Пища поступает в короткий пищевод, далее в округлый желудок, куда впадают протоки двулопастной печени с пищеварительными ферментами. От желудка отходит средняя кишка, переходящая в заднюю кишку, заканчивающуюся анальным отверстием в мантийной полости у выводного сифона. Глотка, радула, слюнные железы в связи с редукцией головы отсутствуют.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце на спинной стороне охватывает заднюю кишку и состоит из одного желудочка, двух предсердий. Артериальная кровь из сердца циркулирует по сосудам и лакунам тела, отдает кислород, насыщается углекислым газом. Венозная кровь собирается в крупную продольную лакуну под сердцем и возвращается в жабры для газообмена. Окисленная артериальная кровь из жабер по выносящим сосудам возвращается в сердце. Частично кровь, минуя жабры, проходит через почки, освобождаясь от продуктов обмена, и вливается в выносящие жаберные сосуды, впадающие в предсердие.

Выделительная система — парные почки (нефридии). Дополнительно выделительную функцию выполняют выросты стенки перикарда, видоизмененные в виде парных желез.

Дыхание осуществляется жабрами, пронизанными кровеносными сосудами. Жабры функционируют так же, как органы обмена воды в мантийной полости.

Нервная система развита слабо, в связи с малоподвижным образом жизни. Состоит из трех пар нервных узлов, располагающихся над пищеводом (цереброплевральный), в ноге (педальный) и около задней кишки (висцеро-париентальный).

Органы чувств развиты слабо. В ноге имеются статоцисты — органы равновесия. У основания жабер осфрадии — органы химической чувствительности. Рецепторные клетки располагаются на жабрах, ротовых лопастях, краях мантии, сифонах. Головные щупальца и глаза отсутствуют.

Половая система. Раздельнополые. Половые железы парные, располагаются в передней части тела и в основании ноги. Протоки открываются в мантийную полость. Оплодотворение происходит в мантийной полости, куда сперматозоиды проникают через выводной сифон.

Развитие с метаморфозом. Яйца развиваются в мантийной полости на жабрах. Личинки (глохидии), заключенные в двустворчатую раковину, выходят через выводной сифон в воду и прикрепляются липкой нитью к плавникам, коже, жабрам рыб, где паразитируют около двух месяцев, затем через разрывы кожи рыб выпадают на дно водоема и ведут самостоятельный образ жизни. Временный паразитизм личинки способствует расселению вида.

Класс Головоногие моллюски

Класс Головоногие моллюски — это самые высокоорганизованные моллюски («приматы моря»). Это крупные хищные морские животные, активно плавающие в толще воды. Известно около 650 видов. Представители: кальмар, осьминог, каракатица, наутилус (рис. 120).

Строение. Тело состоит из туловища и головы. Форма тела: торпедовидная (кальмары), мешковидная (осьминоги), уплощенная (каракатицы).

Нога преобразована в щупальца, расположенные на голове вокруг рта и двигательной воронки на брюшной стороне тела. Отсюда пошло название «головоногие». Щупальца служат для захвата пищи, передвижения по дну и для переноса половых продуктов в мантийную полость самки (у осьминогов). У высших головоногих щупальца длинные, с мощной мускулатурой, с крупными присосками на внутренней поверхности. Движение реактивное, до 50 км/ч.

Имеются защитные приспособления: покровительственная окраска (пигментные клетки кожи — хроматофоры, при изменении формы которых происходит смена окраски), чернильный мешок (проток открывается в заднюю кишку), щупальца и «клюв» (видоизмененные челюсти). Имеют наружную либо внутреннюю (рудиментарную) раковину. У некоторых раковина отсутствует.

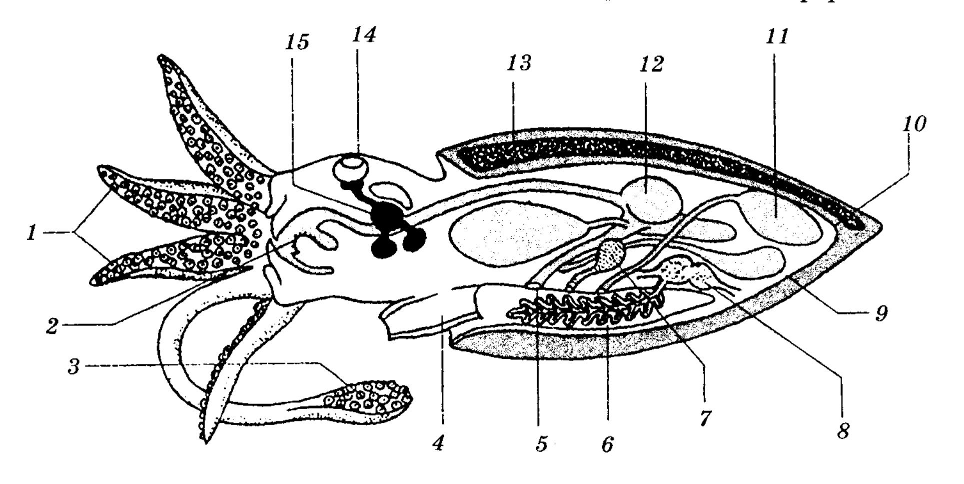


Рис. 120. Внутреннее строение головоногого моллюска: *1* — щупальца (ноги) с присосками; *2* — терка; *3* — ловчие ноги; *4* — воронка; *5* — анус; *6* — жабры; *7* — орган выделения; *8* — сердце; *9* — чернильный мешок; *10* — мантия; *11* — половой орган; *12* — орган пищеварения; *13* — раковина (рудимент); *14* — глаз; *15* — мозг

Дыхательная система представлена жабрами (двумя — четырьмя) внутри мантийной полости.

Пищеварительная система. В глотке имеется радула и роговые челюсти («клюв»), впадают протоки слюнных и ядовитых желез. Жидкая пища поступает через узкий пищевод, проходящий через мозг, в желудок с протоками парной печени. Желудок имеет слепой мешковидный отросток для увеличения объема. Тонкая средняя кишка переходит в заднюю, открывающуюся анальным отверстием в мантийную полость.

Нервная система представлена скоплением ганглиев окологлоточного кольца, образующих мозг, заключенный в хрящевую капсулу.

Органы чувств хорошо развиты. Имеются сложно устроенные глаза, органы свечения, органы равновесия (в капсуле мозга), органы обоняния (под глазами), органы вкуса (на щупальцах), осязательные и светочувствительные клетки (на коже).

Кровеносная система почти замкнутая (лакун мало, короткие).

Выделительная система представлена двумя — четырьмя почками.

Половая система. Раздельнополые. Гонады и половые протоки непарные. Оплодотворение наружно-внутреннее, происходит в мантийной полости самки. Откладывают яйца на дне. Наблюдается забота о потомстве.

Развитие прямое.

Значение *моллюсков.* Моллюски являются составной частью бентоса (образуют крупные поселения — несколько тысяч на один м^2) и звеном в цепях питания; способствуют биологической очистке водоемов и деструкции органических веществ. Служат объектом промысла (употребление в пищу, получение перламутра, жемчуга и др.); являются вредителями сельского хозяйства (сухопутные виды) и подводных древесных сооружений (повреждение днищ судов и свай причалов корабельным червем). Медицинское значение: промежуточные хозяева червей, паразитирующих у человека, и ядовитые животные (конус, теребра).

Тип членистоногие

Основные ароморфозы: появление членистых конечностей, хорошо развитая поперечно-полосатая мускулатура, обеспечивающая более быстрые и сложные движения, хитиновый покров, выполняющий функцию наружного скелета; появление отделов тела (гетерономная сегментация), прогрессивное развитие нервной системы, появление сердца.

Тип членистоногие — это самая процветающая группа животных на Земле, отличающаяся большим видовым разнообразием, экологическим многообразием и высокой численностью. Известно более 1 млн видов, среди которых встречаются как свободноживущие, так и паразитические

Сравнительная характеристика классов моллюсков

Особенности строения и образа жизни	Брюхоногие	Двустворчатые	Головоногие
Представители	Прудовик, виноградная улитка, рапана, слизень	Беззубка, устрица, мидия	Кальмар, осьминог, каракатица, наутилус
Среда обитания	Море, пресные воды, суша	Море, пресные воды	Море
Образ жизни	Ползающие морские хищники, ползающие пресноводные и сухопутные растительноядные	Роющие или неподвижные фильтраторы	Плавающие хищники
Форма раковины	Спиральная конусовидная (у некоторых редуцирована)	Двустворчатая	Редуцирована (исключение — наутилус)
Форма тела	Голова, туловище, нога	Туловище, нога	Голова, туловище, нога видоизменена (щупальца, воронка)
Покровы	Эпителий (мерцательный на жабрах), эпителий мантии	Эпителий (мерцательный на жабрах и стенках мантийной полости), эпителий мантии	Эпителий (мерцательный на жабрах), эпителий мантии
Полость тела	Целом вокруг сердца и половых желез	Целом вокруг сердца и половых желез	Целом вокруг сердца и половых желез
Пищеварительная система	Передний (глотка с теркой и слюнными железами, пищевод, зоб), средний (желудок, печень, тонкая кишка) и задний отделы	Передний (пищевод), средний (желудок, печень, тонкая кишка) и задний отделы	Передний (глотка с теркой и слюнными железами, пищевод), средний (желудок с печенью и поджелудочной железой, тонкая кишка) и задний отделы
Выделительная система	Почки (одна-две)	Почки (две)	Почки (две–четыре)
Кровеносная система	Незамкнутая, с двух-трехкамерным сердцем	Незамкнутая, с трехкамерным сердцем	Незамкнутая, с трехкамерным сердцем (у наутилуса — пятикамерным) и дополнительными жаберными сердцами

Окончание

Особенности строения и образа жизни	Брюхоногие	Двустворчатые	Головоногие
Дыхательная система	Жабры (одна-две) или легкое	Пластинчатые жабры (одна пара)	Жабры (одна-две пары)
Нервная система	Стволовая, разбросанно-узловая (пять пар ганглиев)	Стволовая, разбросанно-узловая (три-четыре пары ганглиев)	Стволовая, концентрированно-узловая
Органы чувств	Глазки, статоцисты, органы химического чувства и осязания	Статоцисты, редко глазки на мантии	Глаза, статоцист, органы химического чувства и осязания
Половая система	Гермафродиты или раздельнополые	Раздельнополые	Раздельнополые
Развитие	С метаморфозом (личинка-парусник) или прямое	С метаморфозом (личинка-парусник или глохидий)	Прямое

формы. В процессе эволюции членистоногие достигли высшей организации и по степени развития стоят выше всех беспозвоночных животных.

Характерные признаки:

1. Многоклеточные, трехслойные, первичноротые животные.
2. Двусторонняя (билатеральная) симметрия.
3. Гетерономная сегментация тела (сегменты разных участков тела отличаются по величине и внутреннему строению). Сходные по строению сегменты объединяются в отделы: голову, грудь и брюшко.
4. Членистые конечности, функции которых многообразны: двигательная, добывание пищи, чувствительная, дыхательная, размножения и др.
5. Поперечно-полосатая мускулатура, образующая отдельные пучки мышц, обеспечивает быстрые и разнообразные движения отдельными частями тела. Кожно-мускульный мешок утрачен.
6. Хитиновая кутикула (наружный скелет) защищает от высыхания и механических повреждений. Рост из-за нерастяжимости кутикулы прерывистый и сопровождается линькой. Под кутикулой — гиподерма.
7. Полость тела — миксоцель (смешанная) — образуется в результате слияния первичной и вторичной полостей, заполнена гемолимфой, которая выполняет функцию крови, полостной жидкости и циркулирует в кровеносной системе. Остатки целома сохраняются около гонад и вокруг нефридиев. В полости тела располагаются внутренние органы.

8. Пищеварительная система состоит из трех отделов. В переднем — рот, окруженный ротовым аппаратом, глотка, пищевод, зоб, желудок. В глотку открываются протоки слюнных желез. В среднем — средняя кишка, где происходит пищеварение, всасывание пищи и впадают протоки печени. В заднем отделе — задняя кишка, заканчивающаяся анальным отверстием.
9. Нервная система — парный головной мозг, окологлоточное нервное кольцо и брюшная нервная цепочка. Наблюдается слияние ганглиев (цефализация). Характерно сложное поведение и ориентация в пространстве.
10. Органы чувств хорошо развиты. Органы зрения (сложные или простые глаза), осязания, слуха, равновесия, химического чувства.
11. Выделительная система — видоизмененные метанефридии (целомодукты, одна-две пары). Мальпигиевы сосуды — система слепо замкнутых трубочек на одном конце, расположенных между средней и задней кишкой, где продукты обмена превращаются в кристаллы мочевой кислоты или гуанина, которые выводятся через заднюю кишку. Жировое тело (почка накопления) — специфические клетки полости тела, в которых накапливаются кристаллы мочекислых солей, но из организма не выводятся. Зеленые и коксальные железы.
12. Кровеносная система незамкнутая. Сердце располагается на спинной стороне тела и имеет различное строение.
13. Дыхательная система у водных форм — жабры (видоизмененные конечности, в которых циркулирует гемолимфа), у наземных форм — легочные мешки (видоизмененные конечности, погруженные внутрь тела) и трахеи (система разветвленных трубочек с хитиновыми кольцами, проникающая во все органы тела).
14. Эндокринная система — железы, которые регулируют метаморфоз (нейросекреторные клетки мозга).
15. Половая система. Большинство видов раздельнополые животные, хорошо выражен половой диморфизм. Половые железы парные и непарные. Оплодотворение внутреннее и наружное.
16. Развитие прямое и с метаморфозом: неполным и полным.

Тип Членистоногие включает: *подтип Жабродышащие, класс Ракообразные; подтип Хелицеровые, класс Паукообразные; подтип Трахейнодышащие, класс Насекомые.*

Класс Ракообразные

Класс Ракообразные — преимущественно водные животные. Известно около 20 тыс. видов. Представитель — *речной рак*, отряд Десятиногие, высшие раки. Обитает в пресных проточных водах. Ведет ночной образ жизни.

Строение. Тело состоит из трех отделов — головы, груди и брюшка.

Головной отдел включает: акрон (головная лопасть) с антеннулами (короткие усики) и 4 сегмента с парными конечностями; антенны (длинные усики) для осязания и обоняния; ротовой аппарат — пара верхних челюстей (мандибулы) и две пары нижних (максиллы). Грудной отдел (восемь сегментов) несет: три пары ногочелюстей для удержания и продвижения ко рту пищи; пять пар ходильных ног, из которых первая пара несет мощные клешни для захвата пищи, нападения и защиты от врагов. Все грудные конечности рака несут у основания жабры и выполняют дополнительно функцию дыхания (рис. 121).

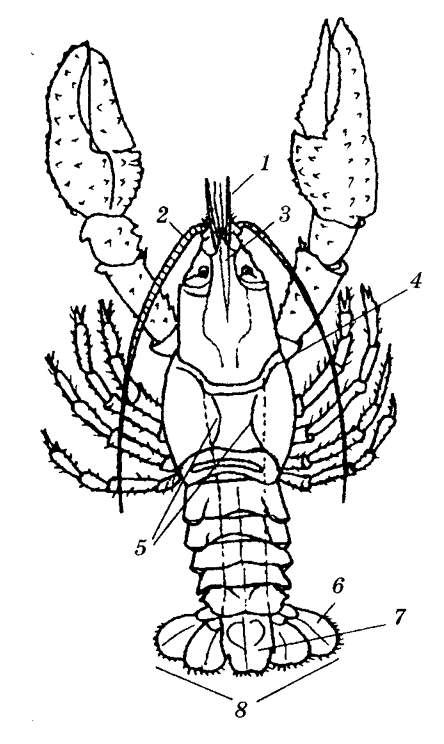


Рис. 121. Строение речного рака (со спинной стороны): *1* — антеннула; *2* — антенна; *3* — рострум; *4* — затылочная борозда; *5* — жаберносердечные борозды; *6* — последняя пара брюшных ножек — плавательные пластинки; *7* — тельсон; *8* — плавник

Голова и грудь сливаются в массивную головогрудь. Акрон, слившись с первым головным сегментом, образует первичную голову — протоцефалон. Оставшиеся головные и грудные сегменты со спины и боков покрыты хитиновым панцирем — головогрудным щитом (карапаксом). Передний край щита образует заостренный выступ — рострум, по бокам которого находятся стебельчатые фасеточные глаза. На карапаксе видны со спинной стороны борозды: поперечная, намечающая границу между головными и грудными сегментами (затылочная борозда), и две ограничивающие область сердца (жаберносердечные борозды). Боковые части карапакса прикрывают жабры.

Брюшко (абдомен) состоит из шести подвижных сегментов и анальной лопасти (тельсона) с анальным отверстием. Все сегменты брюшка несут конечности: у самцов первые две пары видоизменены в копулятивные органы, а остальные — плавательные; у самок — первая пара редуцирована, а остальные — плавательные и удерживают яйца в период размножения, а также вылупившихся рачков. Последняя пара брюшных ног имеет форму сдвоенных широких плавательных пластинок (уроподы). Вместе с утолщенным тельсоном уроподы образуют пятилопастный «плавник».

Подгибая и распрямляя мускулистое брюшко, рак плывет задом наперед, а по дну ползает на пяти ходильных ногах в любом направлении (рис. 122).

Покров. Снаружи тело покрыто хитинизированной кутикулой, пропитанной слоями извести. Хитиновый панцирь выполняет защитные функции и наружного скелета (место прикрепления пучков поперечно-полосатых мышц). Рост сопровождается линькой. В состав хитиновой кутикулы входят пигменты, придающие покровительственную окраску. Особой стойкостью обладают красные пигменты.

Полость тела — смешанная (миксоцель), заполненная гемолимфой.

Пищеварительная система. Раки всеядны (разлагающиеся животные и растительные остатки). Кишечный канал имеет вид прямой трубки и состоит из передней, средней и задней кишок. Измельченная грызущим ротовым аппаратом пища через глотку и пищевод попадает в желудок, состоящий из двух отделов: жевательного (пища перетирается с помощью хитиновых зубцов на внутренних стенках) и цедильного (пища фильтруется, процеживается). Из желудка пища попадает в короткую среднюю кишку с протоками двулопастной печени (смешанная железа, выполняющая также функцию поджелудочной железы), где происходит переваривание и всасывание питательных веществ. Далее идет длинная задняя кишка, заканчивающаяся анальным отверстием.

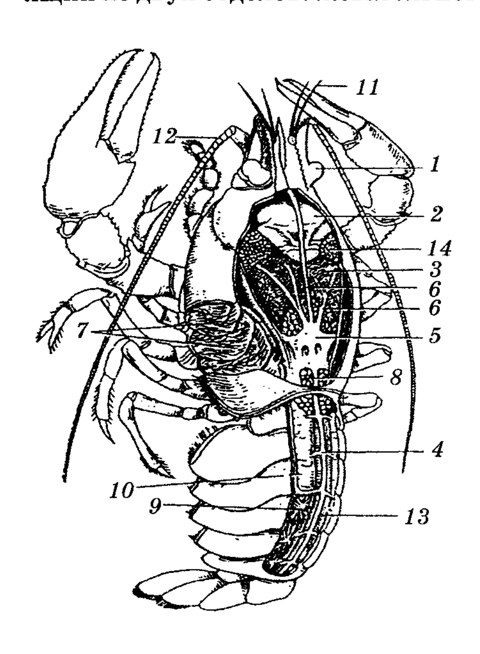


Рис. 122. Вскрытый речной рак (самка): *1* — глаз; *2* — желудок; *3* — печень; *4* — верхняя артерия брюшка; *5* — сердце; *6* — передние артерии; *7* — жабры; *8* — яичник; *9* — брюшная нервная цепочка; *10* — мышцы брюшка; *11* — антеннулы; *12* — антенны; *13* — задняя кишка; *14* — мышцы мандибул

Дыхательная система. Жабры представляют собой тонкостенные выросты кожных покровов трех пар ногочелюстей и пяти пар ходильных конечностей по бокам головогруди. В жаберной полости непрерывно происходит ток воды за счет движения отростка второй пары нижней челюсти. Вода входит в жаберные полости через щель между головогрудным щитом и телом, а выходит через отверстие, расположенное около переднего конца поперечной борозды головогруди. Газообмен происходит в жабрах и в клетках тела диффузно в гемолимфу.

Кровеносная система незамкнутая. Состоит из сердца пятиугольной формы, расположенного на спинной стороне головогруди, и отходящих от него сосудов. Сердце окружено околосердечной сумкой и имеет три пары отверстий, через которые кровь попадает в сердце. От сердца отходят пять крупных сосудов: передняя аорта (или непарная глазная артерия); две боковые сяжковые артерии (к антеннам); задняя аорта; нисходящая артерия, которая делится на грудную артерию и заднюю брюшную артерию. Кровь (гемолимфа) течет по сосудам и лакунам миксоцеля, содержит дыхательные пигменты гемоцианин или гемоглобин, связывающие кислород. Имеются нейросекреторные клетки, выделяющие гормоны, которые поступают в гемолимфу и влияют на обменные процессы в организме, линьку и развитие.

Нервная система представлена парными надглоточными ганглиями и подглоточным ганглием (иннервируют глаза и усики); окологлоточным кольцом (иннервирует ротовые органы); брюшной нервной цепочкой (иннервирует конечности и внутренние органы). Брюшная нервная цепочка состоит из 12 нервных узлов, связанных между собой продольными и кольцевыми нервами.

Органы чувств хорошо развиты. Органы обоняния — короткие усики (антеннулы). Органы осязания — длинные усики (антенны). Органы зрения — пара сложных фасеточных глаз на подвижных стебельках. Фасеточные глаза состоят из простых глазков — омматидиев, которые представляют собой конусовидный бокал, ограниченный пигментными клетками, включающий прозрачную кутикулу (преломляет световой пучок), хрустальный конус (проводит световой пучок) и ретинальные клетки (воспринимают свет). Омматидии изолированы друг от друга, поэтому изображение складывается из разных частей. Такое зрение называется мозаичным. Орган равновесия — статоцисты в виде двух ямок с чувствительными волосками и песчинками у основания антеннул, которые сообщаются с внешней средой.

Выделительная система представлена парными зелеными (сяжковыми или антеннальными) железами, которые располагаются в головном отделе. Каждая железа состоит из концевого мешочка, извитого выделительного канальца, который может расширяться, образуя «мочевой пузырь», и выделительного отверстия у основания второй пары усиков (антенн).

Половая система. Раздельнополые. Половые железы непарные, располагаются в грудной области. Женские половые отверстия находятся на шестом грудном сегменте у основания третьей пары ходильных ног, а мужские — на восьмом грудном сегменте у основания пятой пары ходильных ног. У самцов рака одна-две пары брюшных ног превращены в копулятивные трубочки. Оплодотворение наружное. Весной самка вымётывает икру (150—200 икринок), которая приклеивается к брюшным ножкам.

Развитие прямое. Из яиц выходят сформированные рачки, которые некоторое время остаются на брюшке у матери, а затем переходят к самостоятельному образу жизни. Рост и развитие происходит во время периодических линек, в одно лето растут очень быстро и линяют до десяти раз, во второе лето — до пяти раз. После пяти лет раки не растут, продолжительность жизни 15—20 лет.

У многих ракообразных из яйца выходит планктонная личинка — науплиус и развитие происходит с метаморфозом.

Значение *ракообразных*: участие в круговороте водных экосистем; корм для рыб, моллюсков, водных млекопитающих (китов); санитары водоема; объекты промысла (используются в пищу); медицинское значение — промежуточные хозяева гельминтов (циклопы, раки, крабы); ущерб хозяйственной деятельности человека (паразитические формы, вызывающие болезни и гибель рыб).

Класс Паукообразные

Класс Паукообразные — преимущественно обитают на суше. Известно около 35 тыс. видов. Представитель — *паук-крестовик*, широко распространен в средней части нашей страны. На спинной стороне брюшка имеется крестообразный рисунок, за что паук и получил свое название. Из паутины паук строит ловчие сети в форме кругов с радиальными и концентрическими нитями, убежище, яйцевой кокон, а также с помощью паутинной нити расселяются молодые особи. Хищник, питается насекомыми. Ведет скрытый образ жизни (рис. 123).

Строение. Тело состоит из двух отделов: головогруди и брюшка, соединенных подвижно перетяжкой (стебельком). Сегментация выражена слабо. Головогрудь несет шесть пар одноветвистых конечностей: первые две

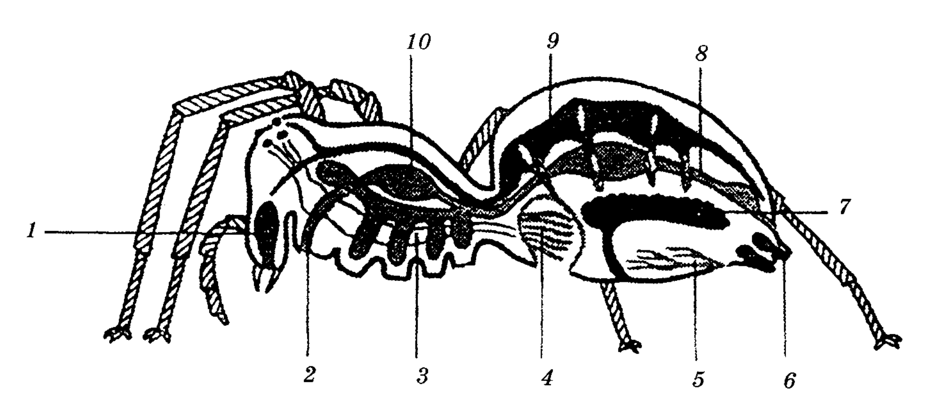


Рис. 123. Внутреннее строение паука-крестовика: *1* — ядовитая железа; *2* — пищевод; *3* — нервная система; *4* — легочный мешок; *5* — трахеи; *6* — паутинные железы; *7* — половая железа; *8* — кишка; *9* — сердце; *10* — желудок

пары — ротовые органы. Ногочелюсти (хелицеры) состоят из двух члеников, снабженных острыми, загнутыми вниз коготками, куда открываются протоки ядовитых желез. Служат для нападения, захвата и умерщвления добычи; ногощупальца (педипальпы) — органы осязания. Четыре пары ходильных ног покрыты чувствительными волосками, что компенсирует отсутствие у них усиков. На концах ног располагаются коготки, участвующие в передвижении и плетении паутины.

Брюшко крупнее головогруди, яйцевидное, все членики слиты вместе, конечности редуцированы. В задней части имеются три пары паутинных бородавок (видоизмененные конечности), на вершине которых открываются протоки паутинных желез.

Покров тонкий, хитиновый, для облегчения веса тела. Наружный слой (эпикутикула) защищает тело от высыхания.

Особенностью двигательной системы является отсутствие мышц-разгибателей (разгибание осуществляется пассивно, за счет высокого внутриполостного давления).

Пищеварительная система хорошо дифференцирована и состоит из передней, средней, задней кишок и анального отверстия. *Передняя кишка* образует расширение — мускулистую глотку, которая служит в качестве насоса, втягивающего полужидкую пищу. В переднюю кишку открывается пара слюнных желез. *Средняя кишка* имеет два отдела: *головогрудный* (со слепыми выростами для увеличения вместимости и всасывающей поверхности) и *брюшной* (впадают протоки печени). Паук питается только разжиженной пищей. Попавшую в ловчую сеть добычу он опутывает паутиной и впрыскивает в нее ядовитую жидкость, растворяющую мягкие ткани, действуя как пищеварительный сок (внекишечное пищеварение). Через некоторое время паук всасывает частично переваренную пищу сильными мышцами глотки далее в кишечник, где она расщепляется и всасывается (внутреннее пищеварение).

Дыхательная система. Парные легочные мешки, расположенные на нижней стороне брюшка и сообщающиеся с внешней средой дыхательными щелями. Трахеи (два пучка дыхательных трубочек), проходящие во все органы тела и открывающиеся дыхательными отверстиями на брюшке.

Кровеносная система незамкнутая, мелкие сосуды и капилляры редуцированы. Состоит из трубчатого сердца, расположенного на спинной стороне брюшка, и отходящего от него сосуда — аорты, по которой гемолимфа выталкивается в полость тела. Кровь представлена гемолимфой и растворенным в ней гемоцианином (пигментом голубого цвета).

Нервная система состоит из надглоточного узла («головного мозга»), окологлоточного нервного кольца и брюшной нервной цепочки (все ганглии сливаются в один звездообразный брюшной узел).

Органы чувств. Органы зрения — четыре пары простых глаз на спинной стороне головогруди, которые воспринимают лишь изменение освещенности и движение окружающих предметов. Слабое зрение компенсируется

хорошо развитыми органами осязания. Органы химического чувства (осязания и обоняния) — чувствительные клетки со свободными окончаниями — волосками. Каждая чувствительная клетка располагается внутри тела, а периферические окончания сосредоточены преимущественно на ходильных ножках. Также они могут воспринимать колебания воздуха. Органы равновесия — статоцисты.

Выделительная система. Мальпигиевы сосуды (пара тонких, длинных трубочек), которые одним концом слепо заканчиваются в полости тела, где происходит всасывание продуктов распада, а другим концом открываются в кишечник на границе средней и задней кишок. Коксальные железы (у эмбрионов и молодых пауков), протоки которых открываются в сегменте первых ходильных конечностей. Это приводит к большой экономии воды. Экскреты выводятся через анальное отверстие.

Половая система. Раздельнополые. Резко выражен половой диморфизм (самки крупнее самцов). Половые железы располагаются в брюшной полости. У самцов парные семенники, в области педипальп — копулятивные органы. У самок непарный яичник, яйцевод открывается наружу половым отверстием на нижней стороне брюшка. Оплодотворение наружно-внутреннее или внутреннее. Самка откладывает яйца в кокон, сплетенный из паутины. *Развитие* прямое.

Значение *паукообразных*: участвуют в пищевых цепях питания; медицинское значение: ядовитые животные (пауки, скорпионы), эктопаразиты человека (чесотка) — чесоточный клещ. Переносчики опасных заболеваний человека и животных (энцефалит, чума, туляремия) — таежные клещи. Сильные аллергены организма человека — клещи домашней пыли. Вредители сельского хозяйства — клещи, паразитирующие на растениях, общественных насекомых, птицах, млекопитающих. Амбарные (мучные) клещи повреждают зерно.

Класс Насекомые

Класс Насекомые — это самый многочисленный и высокоорганизованный класс типа членистоногих. Известно около 1 млн видов. Насекомые приспособились практически ко всем условиям жизни. Единственная группа беспозвоночных животных, которая приобрела способность к полету. Представитель — *майский жук*, встречается в лесах и садах, вредитель корневых систем растений (рис. 124).

Строение. Тело делится на голову, грудь и брюшко. Голова и грудь соединяются подвижно. Голова (пять слившихся сегментов) несет усики, или сяжки, с расширенными пластинками на концах — органы осязания и обоняния; сложные фасеточные глаза и ротовые органы. Рот расположен с брюшной стороны и окружен ротовым аппаратом грызущего типа, который состоит из верхней губы, пары верхних челюстей, пары нижних челюстей и нижней губы. Верхняя губа образовалась из складки кожи и не является гомологом конечности. Остальные части

ротового аппарата — преобразованные конечности. К ротовому аппарату относятся хитиновые выпячивания дна ротовой полости — гипофаринкс, или язык. В соответствии с разнообразием способов питания ротовые аппараты разных групп насекомых отличаются по строению (грызуще-сосущего, лижущего, колюще-сосущего, сосущего типов) и представляют собой видоизмененные грызущие органы.

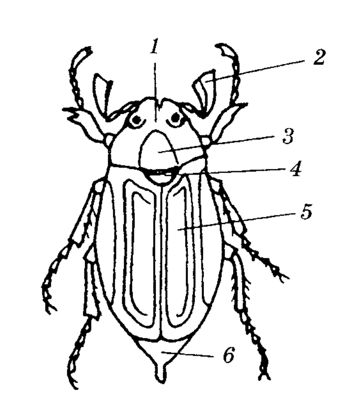


Рис. 124. Внешний вид майского жука (самец): *1* — голова; *2* — антенна; *3* — переднегрудь; *4* — щиток среднегруди; *5* — надкрылья; *6* — брюшко

Грудь состоит из трех сегментов: переднегрудь, среднегрудь и заднегрудь. Среднегрудь имеет небольшой участок треугольной формы (щиток). Каждый из сегментов груди несет по паре двигательных конечностей (бегательного типа), состоящих из члеников — тазик, вертлуг, бедро, голень и лапка. В зависимости от способов передвижения конечности разных групп насекомых могут видоизменяться (прыгательного, плавательного, роющего и других типов). Среднегрудь и заднегрудь несут также по паре крыльев. Первая пара крыльев — плотные хитинизированные надкрылья, которые прикрывают средне-, заднегрудь и частично брюшко. Они не участвуют в полете и служат для защиты спинной стороны тела и сложных крыльев второй пары. Вторая пара крыльев — собственно крылья, более широкие и перепончатые. Крылья развиваются из выпячиваний покровов тела и обладают продольными, поперечными жилками, внутри канала которых проходят нервы и трахеи (рис. 125).

Брюшко состоит из восьми сегментов с дыхальцами по бокам. Конечности отсутствуют. *Покров* образован однослойным эпителием — гиподермой и выделяемой ею хитинизированной кутикулой (экзоскелет). Кутикула имеет дополнительный липопротеиновый слой, уменьшающий испарение воды. Кожа богата разнообразными железами (пахучими, восковыми и др.), выростами в виде щетинок, подвижных волосков. Рост и связанная с ним линька происходит у майского жука только на стадии личинки.

Мышечная система поперечно-полосатая, отличается высокой степенью сложности и специализацией отдельных элементов. Отдельные мускульные пучки прикрепляются к хитиновым участкам кутикулы.

Пищеварительная система начинается ртом, окруженным ротовым аппаратом. Заостренными концами верхних челюстей жук отгрызает кусочки листа, а зазубренными краями нижних челюстей измельчает их. В ротовую полость открываются протоки слюнных желез. Проглоченная пища попадает в пищевод, а затем в мускулистый желудок. Перетертая пища поступает в короткую, с многочисленными складками

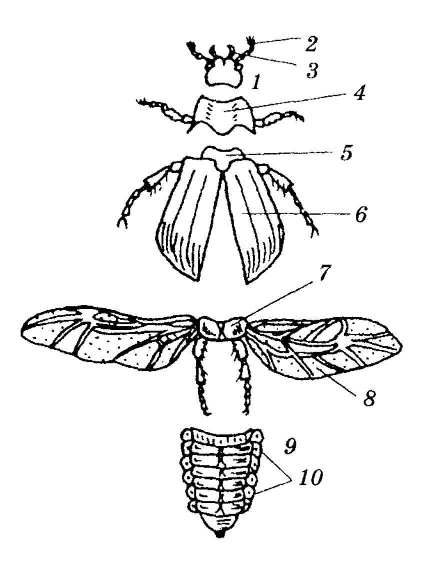


Рис. 125. Строение майского жука (самка): *1* — голова; *2* — антенна; *3* — щупик нижней челюсти; *4* — переднегрудь; *5* — среднегрудь; *6* — надкрылья; *7* — заднегрудь; *8* — собственно крылья; *9* — брюшко; *10* — стигмы

среднюю кишку, где происходит переваривание и всасывание питательных веществ. Задняя кишка длинная, открывается наружу анальным отверстием. Печень у насекомых отсутствует.

Дыхательная система. По бокам брюшка на каждом членике видны отверстия — дыхальца, через которые в тело насекомого поступает воздух. От дыхалец отходят тонкие ветвящиеся хитиновые трубочки — трахеи, которые распределяют воздух во все органы.

Кровеносная система в связи с развитием трахей утратила функцию переноса кислорода и служит для переноса питательных веществ. Незамкнутая. Сердце по форме трубчатое, располагается на спинной стороне брюшка и состоит из нескольких камер с парой остий в каждой, которые засасывают гемолимфу. На заднем конце сердце замкнуто, а от переднего конца отходит единым сосудом — аортой. Между отделами находятся клапаны для обеспечения однонаправленного тока. Из аорты кровь изливается в полость тела. Кровь участвует в разгибании ног.

Нервная система представлена головным мозгом, подглоточным ганглием и брюшной нервной цепочкой. Головной мозг состоит из трех отделов: протоцеребрума (переднего), иннервирующего глаза; дейтоцеребрума (среднего), иннервирующего усики; тритоцеребрума (заднего), иннервирующего внутренние органы. В переднем мозге располагаются грибовидные тела, которые отвечают за инстинкты и рефлексы (лучше развиты у общественных насекомых). Брюшная нервная цепочка включает грудные, брюшные нервные ганглии, иннервирующие крылья, двигательные конечности, мышцы и половые придатки.

Органы чувств хорошо развиты. Органы обоняния и осязания — пара усиков с расширенными пластинками на концах. Органы осязания и вкуса — пара щупиков на нижней челюсти и нижней губе. Органы зрения — пара сложных фасеточных глаз (видят ультрафиолетовую часть спектра). Имеются также органы равновесия, а у некоторых — слуха.

Выделительная система. Мальпигиевы сосуды — многочисленные трубочки, впадающие в кишечник на границе средней и задней кишок. Про-

Сравнительная характеристика отрядов насекомых

Отряд	Представители	Особенности	Значение
		С неполным метаморфозом	
Прямокрылые (около 20 тыс. видов)	Саранча, кузнечики, богомолы, сверчки, медведки	Передние крылья жесткие, прозрачные, с почти параллельными продольными жилками; превращены в кожистые узкие надкрылья. Задние крылья более широкие, тонкие, перепончатые, с радиально расходящимися жилками. Ротовой аппарат грызущего типа. Три пары ходильных ног — прыгательные (саранча, кузнечик), роющие (медведка)	Вредители сельскохозяйственных культур, уничтожают листья и молодые побеги. В почве медведки повреждают корневую систему растений
		С полным метаморфозом	
Чешуекрылые (около 100 тыс. видов)	Бабочки: махаон, капустная белянка, тутовый шелкопряд, павлиний глаз и др.	Две пары крупных крыльев, покрытых чешуйками с характерным рисунком на поверхности, продольные прожилки. Ротовой аппарат сосущий (исключение — некоторые моли), у личинок (гусениц) грызущий	Взрослые бабочки — опылители растений, гусеницы — вредители. Тутовый шелкопряд — сырье для получения шелка
Двукрылые (около 80 тыс. видов)	Мухи, оводы, слепни, комары, мошки, москиты	Одна пара передних, перепончатых, прозрачных или окрашенных крыльев. Задние крылья рудиментарны и превращены в жужжальца — органы стабилизации полета. Ротовой аппарат лижущий (мухи) или колюще-сосущий (комары)	Переносчики возбудителей заболеваний: комнатная муха (кишечных заболеваний), муха цеце (сонной болезни), комары (малярии), москиты (лихорадки). Желудочный и кожный оводы паразитируют только на личиночной стадии. Взрослые особи не питаются. Слепни, наоборот, кусают животных и слизывают кровь, а личинки живут на почве

Окончание

Отряд	Представители	Особенности	Значение
С полным метаморфозом			
Перепончатокрылые (свыше 150 тыс. видов)	Пчёлы, осы, шмели, муравьи, наездники	Две пары перепончатых прозрачных крыльев с немногочисленными жилками; передние больше задних. Ротовой аппарат грызуще-лижущий (пчелы) или грызущий. Жало — видоизмененный яйцеклад. Одиночный образ жизни (наездники), семьи (пчелы, муравьи — общественные насекомые)	Опылители растений. Пчелы дают мед, воск, прополис, молочко. Муравьи и осы защищают лес от вредителей, поедая гусениц. Наездники поражают вредителей растений, откладывая яйца в тело их личинок
Жесткокрылые, или жуки (свыше 250 тыс. видов)	Майский жук, плавунец, могильщик, колорадский, короед, скарабей, жужелица, божья коровка	Две пары крыльев — жесткие надкрылья с продольными жилками (прикрывают вторую пару) и легкие перепончатые крылья. При полете надкрылья приподнимаются и отводятся в стороны. Ротовой аппарат грызущего типа. Три пары ног бегательного типа, заканчивающиеся коготками	Вредители сельскохозяйственных культур. Личинки майского жука питаются корнями сосны, а взрослые жуки — листьями березы. Санитары природы: жуки-наездники зарывают в землю навоз, а могильщики — трупы животных, которыми питаются их личинки. Божьи коровки уничтожают тлю

Сравнительная характеристика основных типов беспозвоночных животных

Особенности строения	Кишечнополостные	Плоские черви	Круглые черви	Кольчатые черви	Моллюски	Членистоногие
Представители	Гидроидные (пресноводная гидра)	Ресничные (планария белая), сосальщики (печеночный сосальщик), ленточные (бычий цепень)	Аскарида человеческая	Малощетинковые (дождевой червь). Многощетинковые (нереида)	Брюхоногие (виноградная улитка), двустворчатые (беззубка)	Ракообразные (речной рак), паукообразные (паук-крестовик), насекомые (майский жук)
Строение тела	Многоклеточное двухслойное (эктодерма, энтодерма), радиальная симметрия	Трехслойное (эктодерма, мезодерма, энтодерма), двусторонняя симметрия. Кожно-мускульный мешок (косые, поперечные, продольные). Промежутки между органами заполнены паренхимой. У ленточных червей членистое тело. Органы фиксации — присоски	Трехслойное, двусторонняя симметрия. Кожно-мускульный мешок (продольные мышцы). Первичная полость тела, заполненная жидкостью (гидроскелет). Нечленистое тело	Трехслойное, двусторонняя симметрия. Кожно-мускульный мешок (кольцевые, продольные мышцы). Вторичная полость тела (целом), выстланная эпителием, заполненная жидкостью. Сегментация тела (гомономная). На поверхности тела имеются щетинки (4 пары)	Асимметричные (брюхоногие), двустороннесимметричные (двустворчатые). Тело несегментированное, заключено в раковину. Состоит из головы, туловища и ноги (брюхоногие); туловища и ноги (двустворчатые). Между мантией и телом моллюска — мантийная полость. Вторичная полость тела в области перикарда и гонад, в промежутках между органами — паренхима	Сегментация тела (гетерономная). Ракообразные (головогрудь, сегментированное брюшко), пять пар ходильных ног (двуветвистые конечности), две пары усиков. Паукообразные (головогрудь, брюшко слитное), четыре пары ходильных ног (одноветвистые), усики отсутствуют. Насекомые (голова, сегментированные грудь и брюшко), три пары ходильных ног (одноветвистые), одна пара усиков. Хитиновый покров, поперечно-полосатые мышцы. Смешанная полость тела (миксоцель)

Продолжение

Особенности строения	Кишечнополостные	Плоские черви	Круглые черви	Кольчатые черви	Моллюски	Членистоногие
Пищеварительная система	Ротовое отверстие, кишечная (гастральная) полость (внутриклеточное, полостное пищеварение), ротовое отверстие (удаление непереваренных остатков)	Ресничные (передний отдел — рот, глотка; средний — кишечник, заканчивающийся слепо). Непереваренные остатки выделяются через рот. Сосальщики (передний отдел — рот, глотка; средний — две ветви кишечника). Ленточные (пищеварительная система отсутствует, поглощают пищу всей поверхностью тела)	Передний отдел — ротовое отверстие, окруженное кутикулярными губами, глотка, пищевод; средний — средняя кишка; задний — задняя кишка, заканчивающаяся анальным отверстием	Рот, глотка, пищевод, зоб, желудок; средняя кишка; задняя кишка, анальное отверстие. В глотку открываются протоки известковых желез. Складка внутри полости кишечника — тифлозолис (для увеличения всасывающей поверхности)	Брюхоногие (рот, глотка — радула, открываются протоки слюнных желез, пищевод, желудок — открываются протоки печени, средняя кишка, задняя кишка, анальное отверстие открывается в мантийную полость). Двустворчатые (ротовое отверстие с лопастями, короткий пищевод, желудок — открываются протоки печени, средняя кишка, задняя кишка, анальное отверстие в мантийную полость)	Ракообразные (рот, глотка, пищевод, зоб, желудок — жевательный, цедильный), средняя кишка (печень), задняя кишка, анальное отверстие. Ротовой аппарат грызущего типа. Паукообразные (рот, глотка — протоки слюнных, ядовитых желез, пищевод, желудок), средняя кишка (печень), задняя кишка, анальное отверстие. Ротовой аппарат сосущего типа (хелицеры, педипальпы). Пищеварение внеполостное. Насекомые (рот, ротовая полость — протоки слюнных желез, глотка, пищевод, желудок жевательный), средняя кишка, задняя кишка, анальное отверстие. Ротовой аппарат грызущего типа
Выделительная система	—	Протонефридиального типа	Кожные железы, расположенные в переднем конце тела с отходящими выделительными каналами, фагоцитарные клетки	Метанефридиального типа	Почки (нефридии)	Ракообразные (парные зеленые железы в головном отделе). Паукообразные (коксальные железы, мальпигиевы сосуды). Насекомые (мальпигиевы сосуды, жировое тело)
Кровеносная система	—	—	—	Замкнутая (спинной и брюшной кровеносные сосуды, связанные поперечными кольцевыми сосудами)	Незамкнутая. Сердце двухкамерное (предсердие, желудочек) — брюхоногие; трехкамерное (два предсердия, один желудочек) — двустворчатые	Незамкнутая. Сердце пятиугольное (ракообразные), трубчатое (паукообразные) — выполняет газообменную и трофическую функции, трубчатое многокамерное (насекомые) — выполняет трофическую функцию
Дыхательная система	Дыхание всей поверхностью тела (диффузно)	Ресничные (всей поверхностью тела). Сосальщики и ленточные (анаэробный тип дыхания)	Анаэробный тип дыхания	Всей поверхностью тела, за счет развитой сети капилляров кожи	Брюхоногие — легкое. Двустворчатые — жабры	Ракообразные — жабры. Паукообразные — легкие, трахеи. Насекомые — трахеи
Нервная система	Диффузного типа (нервные клетки, соединенные между собой в сеть)	Лестничного типа (парный головной нервный узел, два нервных ствола,	Окологлоточное нервное кольцо, продольные нервные стволы (брюшной	Узлового типа (окологлоточное нервное кольцо, состоящее из надглоточного	Диффузно-узлового типа (окологлоточное нервное кольцо и пять пар нервных	Узлового типа. Ракообразные (окологлоточное нервное кольцо, состоящее из

Продолжение

Особенности строения	Кишечнополостные	Плоские черви	Круглые черви	Кольчатые черви	Моллюски	Членистоногие
Нервная система		соединенные нервными тяжами) — ортогон	и спинной), соединенные комиссурами	и подглоточного ганглиев, брюшная нервная цепочка)	узлов — брюхоногие; три пары нервных узлов — двустворчатые)	парного надглоточного и подглоточного ганглиев, брюшная нервная цепочка с парным ганглием в каждом сегменте). Паукообразные (мозг — крупный надглоточный ганглий, брюшная нервная цепочка, ганглии которой сливаются). Насекомые (мозг — надглоточный ганглий — дифференцирован и сложно устроен, парный подглоточный ганглий и брюшная нервная цепочка, ганглии которой сливаются), сложные формы инстинктивного поведения
Органы чувств	Чувствительные щупальца со стрекательными клетками	Ресничные (глаза, осязательные головные щупальца, статоцисты). Сосальщики и ленточные (хеморецепторы), осязательные клетки	Хеморецепторы, осязательные клетки	Осязательные клетки, хеморецепторы, статоцисты	Брюхоногие (глаза, щупальца, статоцисты). Двустворчатые (осязательные клетки, статоцисты)	Ракообразные (сложные фасеточные глаза; усики — обоняние, осязание; равновесие и слух). Паукообразные (простые глаза — 8; осязания; обоняния; равновесия) Насекомые (сложные фасеточные и простые глаза; обоняния, осязания, равновесия, слуха, химического чувства и др.)
Размножение	Гермафродиты. В эктодерме — яйцеклетки и сперматозоиды, оплодотворение перекрестное. Размножение половое, бесполое. Развитие прямое (у медуз — с метаморфозом, личинка — планула)	Гермафродиты и раздельнополые. Оплодотворение перекрестное. Размножение половое и бесполое. Развитие: ресничные — прямое; сосальщики — с метаморфозом (личинки — мирацидий, спороциста, редия, церкарий, адолескарий); ленточные — с метаморфозом (личинки — онкосфера, финна)	Раздельнополые (хорошо выраженный половой диморфизм). Половая система — трубчатая. Оплодотворение внутреннее. Размножение половое. Личинки развиваются во внешней среде, теле хозяина	Гермафродиты. Оплодотворение перекрестное, внутреннее. Развитие прямое	Брюхоногие — гермафродиты (морские — раздельнополые). Оплодотворение внутреннее, перекрестное. Развитие прямое. Двустворчатые — раздельнополые. Оплодотворение наружное. Развитие с метаморфозом (личинка — глохидия)	Раздельнополые (половой диморфизм). Ракообразные. Развитие прямое. Паукообразные. Оплодотворение наружно-внутреннее. Развитие прямое. Насекомые. Оплодотворение внутреннее. Развитие с полным метаморфозом (яйцо — личинка — куколка — взрослое насекомое)

Сравнительная характеристика классов членистоногих

Особенности строения и образа жизни	Ракообразные	Паукообразные	Насекомые
Представители	Речной рак, креветка, мокрица, циклоп, дафния	Скорпион, паук, клещ	Саранча, кузнечики, тараканы, жуки, бабочки, мухи, пчелы
Среда обитания	Моря, пресные воды, редко суша	Суша, редко пресные воды	Суша, пресные воды
Образ жизни	Плавающие фильтраторы (дафния), ползающие и плавающие	Бегающие хищники, паразиты или растительноядные (часть клещей)	Бегающие, лазающие, роющие, плавающие, много летающих; растительноядные, хищники и паразиты
Строение тела	Сегментированные голова, грудь, брюшко	Слитная головогрудь, брюшко сегментированное или слитное	Слитная голова, сегментированные брюшко и грудь
Усики на головном отделе	Две пары	Нет	Одна пара
Тип конечностей	Двуветвистые	Одноветвистые	Одноветвистые
Покровы и система мышц	Кутикула, кожа (гиподерма)	Кутикула, кожа (гиподерма)	Кутикула, кожа (гиподерма)
Полость тела	Смешанная,	Смешанная	Смешанная, с диафрагмами
Пищеварительная система	Передний (пищевод, жевательный желудок), средний (с печенью) и задний отделы	Передний (глотка, пищевод, желудок), средний (с печеночными придатками) и задний отделы	Передний (глотка, пищевод, зоб, желудок), средний (с железистыми выростами) и задний отделы
Выделительная система	Антеннальные железы (одна пара)	Почки (одна пара), мальпигиевы сосуды	Мальпигиевы сосуды
Кровеносная система	Незамкнутая с трубчатым многокамерным сердцем	Незамкнутая с трубчатым многокамерным сердцем	Незамкнутая с трубчатым многокамерным сердцем
Дыхательная система	Жабры (на конечностях)	Легкие (видоизмененные конечности), трахеи	Трахеи
Нервная система	Брюшная нервная цепочка	Брюшная нервная цепочка	Брюшная нервная цепочка

Окончание

Особенности строения и образа жизни	Ракообразные	Паукообразные	Насекомые
Органы чувств	Фасеточные и простые глаза, статоцисты, осязания	Простые глаза, органы осязания, химического чувства	Фасеточные и простые глаза, органы слуха, химического чувства, осязания и др.
Половая система	Раздельнополая	Раздельнополая	Раздельнополая
Развитие	С личинкой или прямое	Прямое	С личинками (неполное и полное превращение)

свет их заполнен кристаллами мочевой кислоты — продуктом диссимиляции. В выделении также принимает участие жировое тело («почка» накопления), в котором скапливается и не удаляется мочевая кислота, откладываются питательные вещества, необходимые при длительном голодании.

Половая система. Раздельнополые, выражен половой диморфизм. Половые железы парные. Оплодотворение внутреннее. Размножение половое.

Развитие майского жука происходит с полным превращением. Из яиц в почве в течение 3—4 лет развиваются личинки, которые питаются корнями деревьев и превращаются в неподвижную куколку. Под оболочкой куколки происходит перестройка органов и тканей личинки, которая заканчивается выходом взрослого насекомого. Массовый вылет жуков происходит каждые 3—5 лет, взрослые особи питаются листьями березы.

Значение *насекомых*: участие в пищевых цепях питания, опыление цветковых растений, участие в почвообразовательных процессах; использование в отраслях хозяйства — пчеловодство, шелководство и др., истребление вредителей растений. Являются вредителями сельскохозяйственных растений и леса, паразитами и переносчиками заболеваний человека и животных, а также используются в медицине.

Тип хордовые

Хордовые — это наиболее высокоорганизованная и сложная группа животных, живущих в разнообразных условиях. Распространены по всему земному шару. Общее число видов около 43 тыс.

Характерные признаки:

1. Двусторонняя (билатеральная) симметрия тела.
2. Трехслойность.
3. Вторичноротость.
4. Вторичная полость тела (целом).

5. Внутренний осевой скелет в виде спинной струны, или хорды. У низших хордовых хорда сохраняется в течение всей жизни, у высших — в эмбриональном периоде, а затем замещается хрящами и костным позвоночником.
6. Нервная система располагается на спинной стороне тела в виде нервной трубки, полость которой называется невроцель. У позвоночных дифференцируется на головной и спинной мозг.
7. Пищеварительная трубка располагается под хордой.
8. Есть жаберные перегородки, либо в течение всей жизни, либо в эмбриональном состоянии. Передний отдел (глотка) пронизан жаберными щелями. У водных форм (рыбы) они сохраняются в течение всей жизни, у наземных закладываются в эмбриогенезе и преобразуются в другие органы.
9. Кровеносная система замкнутая, сердце (или заменяющий его пульсирующий кровеносный сосуд) расположено на брюшной стороне тела под пищеварительной трубкой.
10. Метамерия, сегментация тела.
11. Двухслойная кожа: наружная (эпидермис); внутренняя (дерма).

Тип Хордовые подразделяется на три подтипа: *Личиночнохордовые (Оболочники), Бесчерепные, Позвоночные (Черепные).*

Личиночнохордовые

Личиночнохордовые (Оболочники) обитают в морях, океанах. Асцидии ведут сидячий образ жизни, сальпы и аппендикулярии — плавающий.

В процессе эволюции произошла редукция многих органов.

Тело бочонкообразное, покрыто защитной оболочкой *туникой*, состоящей из целлюлозоподобного материала. У асцидий сильно развита глотка с жаберными отверстиями, которая является органом дыхания и питания. По способу питания — активные фильтраторы. Имеются ротовой и клоакальный сифоны. Кровеносная система незамкнутая. Половая система гермафродитная. Размножение половым и бесполым путем. Развитие с метаморфозом. Личинка имеет хорду, нервную трубку, жаберные щели. У взрослых особей в связи с образом жизни редуцировалась хорда, туловищная мускулатура, нервная трубка, нефридии. Только изучение личинок позволило отнести асцидий к хордовым животным.

Подтип бесчерепные. *Ланцетники* — морские животные, которые обитают на дне, закапываясь в песок. Предки позвоночных, сочетающие в себе как признаки хордовых, так и беспозвоночных животных.

Рыбообразная форма тела, напоминающая хирургический инструмент — ланцет, длиной 6—8 см. Имеются кожные складки. Одна непарная складка образует спинной, брюшной, хвостовой плавники. По бокам тела располагаются парные метаплевральные складки. Срастаясь между собой, они образуют околожаберную (атриальную) полость, которая открывается отверстием — атриопором. Головной отдел не обособлен, парных конечностей нет, метамерия тела выражена хорошо (рис. 126).

Покров тела состоит из двух слоев: наружного — однослойного эпидермиса и внутреннего — дермы (кутис).

Скелет представлен хордой, расположенной по продольной оси тела.

Мышечный слой состоит из двух продольных лент, разделенных на сегменты — миомеры. Миомеры отграничены друг от друга соединительнотканными прослойками — миосептами, создающими опору мышечным волокнам.

Нервная система представлена нервной трубкой на спинной стороне тела. Края трубки на спинной стороне срастаются и имеют вид тонкой

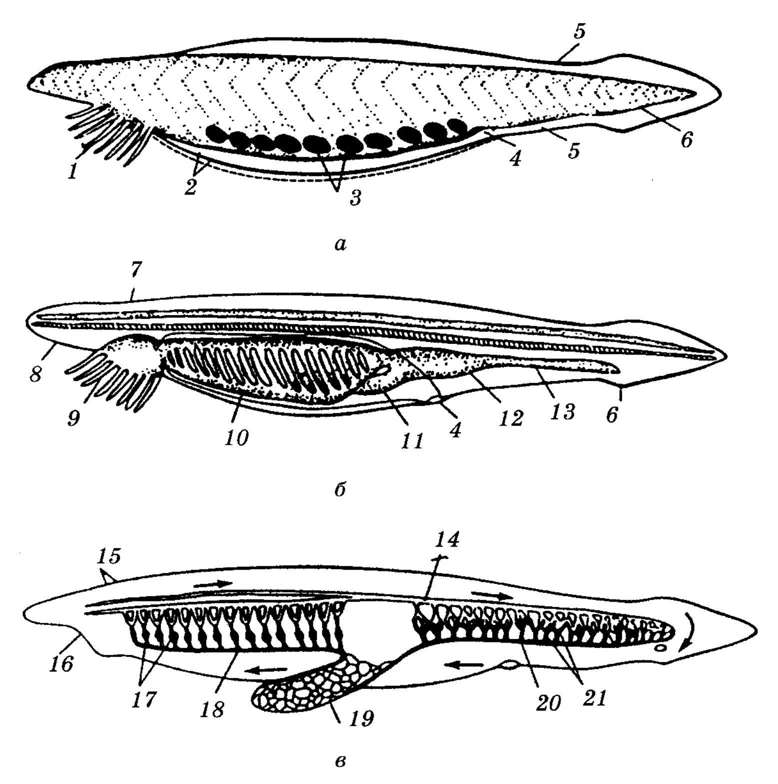


Рис. 126. Строение ланцетника: *а* — внешний вид; *б* — опорная, нервная и пищеварительная системы; *в* — кровеносная система. *1* — ротовые щупальца; *2* — боковые кожные складки; *3* — половые железы; *4* — отверстие, при помощи которого околожаберная полость сообщается с окружающей средой; *5* — плавник; *6* — анальное отверстие; *7* — нервная трубка; *8* — хорда; *9* — ротовая полость; *10* — глотка, пронизанная жаберными щелями; *11* — печень; *12* — средняя кишка; *13* — задняя кишка; *14* — спинная аорта; *15* — корни спинной аорты; *16* — сонные артерии; *17* — сосуды межжаберных перегородок; *18* — брюшная аорта; *19* — капилляры печени; *20* — подкишечная вена; *21* — кишечные капилляры

щели, по краям которой располагаются светочувствительные образования — *глазки Гессе* (светочувствительная и пигментная клетки). Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от нервной трубки и иннервирующими мускулатуру. На один мышечный сегмент приходятся две пары нервов — спинные и брюшные, не связанные между собой.

Органы чувств развиты слабо. Глазки Гессе — светочувствительные органы. Ланцетники избегают света, активны ночью. Вокруг ротового отверстия находятся осязательные щупальца, содержащие рецепторные клетки органов химического чувства и осязания. В поверхностном слое кожи расположены нервные клетки, воспринимающие химические раздражения. На переднем конце нервной трубки находится орган обоняния. Органа слуха нет.

Пищеварительная система начинается предротовой воронкой, окруженной 10—20 парами щупалец (цедильный аппарат). В глубине воронки находится ротовое отверстие. По типу питания ланцетник — фильтратор. Вода с пищевой взвесью попадает в глотку, проходит сквозь жаберные щели (100—125) и попадает в околожаберную полость, открывающуюся наружу отверстием (атриопором). Взвешенные пищевые частицы оседают на дне глотки. По системе бороздок, расположенных на брюшной и спинной сторонах, пищевые частицы поступают в кишечник. В передней части кишечника имеется печеночный вырост. Переваривание и всасывание пищи происходит как в кишечнике, так и в печени. Непереваренные остатки выводятся из задней кишки через анальное отверстие, открывающееся у основания хвостового плавника.

Дыхательная система представлена жаберными перегородками. Вода, входящая в глотку, благодаря мерцательному движению ресничек, выстилающих всю полость кишечной трубки, омывает жаберные перегородки, и содержащийся в воде кислород поступает в кровь, движущуюся по тонким сосудам жаберных перегородок. Жаберные щели открываются в атриальную, или околожаберную полость. Дыхание осуществляется одновременно с питанием.

Выделительная система представлена нефридиями (100—150 пар), расположенными над глоткой в межжаберных перегородках. Нефридии представлены короткими трубочками, открывающимися на одном конце несколькими отверстиями — нефростомами в *целом*, а на другом — одним отверстием в *околожаберную полость*. Нефростомы содержат булавовидные клетки — соленоциты. Продукты выделения выводятся в околожаберную полость непосредственно из целома.

Кровеносная система замкнутая. Один круг кровообращения, сердца нет. Роль сердца выполняет пульсирующая брюшная аорта, от которой отходят приносящие жаберные артерии (венозная кровь), проходящие в межжаберных перегородках. Жаберные артерии не образуют капиллярных разветвлений. Обогащенная кислородом кровь по выносящим жаберным артериям собирается в корни аорты, которые к переднему концу сливаются в сонные артерии, а к заднему концу тела сливаются и образуют спинную аорту. Она находится под хордой и разветвляется на артерии, идущие ко всем органам.

Венозная кровь от передней части тела собирается в парные передние кардиальные вены; от задней части — в парные задние кардиальные вены. Над задним концом глотки они сливаются в Кювьеровы протоки и впадают в венозный синус, а далее вновь в брюшную аорту. От внутренних органов кровь собирается в подкишечную вену, которая в печеночном выросте распадается на сеть капилляров, образуя воротную систему. По короткой печеночной вене кровь вливается в венозный синус. Кровь ланцетника бесцветна и содержит незначительное количество кровяных клеток.

Половая система. Раздельнополые. Половые железы парные (примерно 25 пар), расположены в стенках околожаберной полости. Постоянных протоков не имеют, половые продукты выводятся через временные протоки в околожаберную полость и далее через атриопор во внешнюю среду. Оплодотворение наружное, развитие с личиночной стадией. Из зиготы развивается личинка (жаберные щели открываются наружу), покрытая ресничками, которая активно питается, растет и через три месяца оседает на дно, превращаясь во взрослого ланцетника.

Подтип позвоночные, или черепные, — наиболее высокоорганизованные хордовые животные.

Прогрессивные черты:

1. Хрящевой или костный внутренний скелет (позвоночный столб).
2. Головной мозг состоит из пяти отделов. Развиваются сложные органы чувств: зрения, обоняния, осязания, равновесия, слуха, вкуса, органы боковой линии.
3. Костно-хрящевой череп, защищающий головной мозг.
4. Усложнение поведения, забота о потомстве.
5. Замкнутая кровеносная система; сердце расположено на брюшной стороне тела.
6. Органы выделения — почки.
7. Активное питание привело к развитию двигательной активности и появлению органов захвата пищи — челюстей.
8. Кожные покровы усложняются, и появляются защитные образования (чешуи, перья, волосы), железы.
9. Развиваются парные конечности и их пояса.

Позвоночные подразделяются на две большие группы:

Анамнии, или низшие позвоночные, которые объединяются в три класса *(класс Круглоротые, класс Рыбы, надкласс Земноводные)* на основании следующих особенностей:

в качестве органов дыхания имеют жабры или мешковидные легкие;
при развитии яйца не образуется зародышевая оболочка.

Амниоты, или высшие позвоночные, объединяются также в три класса (класс Пресмыкающиеся, класс Птицы, класс Млекопитающие) на основании следующих особенностей:

жаберного дыхания нет;

при развитии яйца формируется зародышевая оболочка—амнион.

Класс Круглоротые

Основные признаки:

1. Центральная нервная система подразделяется на головной и спинной мозг, развиваются более совершенные органы чувств, чем у ланцетника.
2. Формируется хрящевой скелет в виде черепа, висцерального скелета и зачатков верхних дуг позвонков.
3. Настоящих челюстей нет, рот открывается в глубине своеобразной присасывательной воронки, которая поддерживается хрящом, имеющим форму кольца. Рот вооружен роговыми зубами.
4. В кровеносной системе появляется центральный орган — сердце.
5. Возникают более совершенные органы дыхания в виде жаберных мешков.
6. Развитие с личиночной стадией — пескоройки (фильтратора), живущей в песке, как ланцетник.

К классу относятся *миксины* — морские формы, паразитирующие на рыбах; миноги — морские и пресноводные формы, также паразитирующие на рыбах (полупаразиты).

Строение речной миноги (рис. 127). Змеевидно удлиненное тело, достигающее 40 см длины. В теле различают три отдела: голову, туловище и хвост. Парные конечности отсутствуют. На спинной стороне хорошо заметны два кожистых непарных плавника, последний из которых переходит непосредственно в хвостовой плавник.

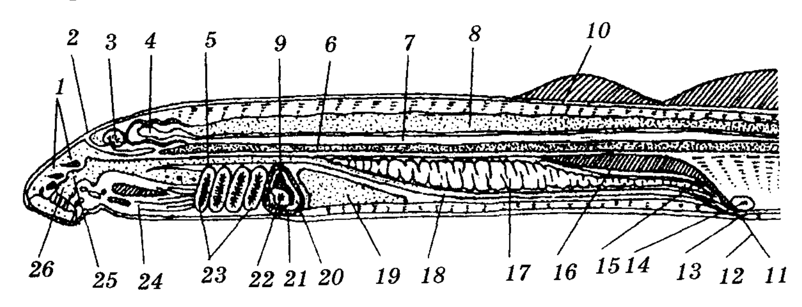


Рис. 127. Продольный разрез речной миноги: *1* — хрящи ротовой воронки; *2* — ноздря; *3* — обонятельная капсула; *4* — головной мозг; *5* — пищевод; *6* — хорда; *7* — оболочка хорды; *8* — спинной мозг; *9* — предсердие; *10* — спинная мускулатура; *11* — половая пора; *12* — мочеполовое отверстие; *13* — анус; *14* — мочеполовой синус; *15* — мочеточник; *16* — почка; *17* — половая железа; *18* — кишка; *19* — печень; *20* — венозная пазуха; *21* — околосердечный хрящ; *22* — желудочек; *23* — жаберные мешки; *24* — мускулатура языка; *25* — глотка; *26* — ротовая полость

Сравнительная характеристика беспозвоночных и позвоночных животных

Признаки	Беспозвоночные	Позвоночные	Ланцетники
Скелет	Наружный	Внутренний: хорда, костный или хрящевой	Внутренний (хорда)
Нервная система	Диффузного или узлового типов. Нервные стволы	Спинной мозг в виде трубки. Головной мозг состоит из пяти отделов	Спинной мозг в виде трубки
Органы дыхания: местоположение	Грудь, брюшко	Голова, грудь	Голова (глотка)
Органы дыхания: формы	Поверхность тела, дыхательные трубки, трахеи, жабры, легкие	Выросты кишечника: плавательный пузырь (у древних позвоночных), легкие, жабры, кожа	Жабры
Полость тела	Отсутствует, первичная, вторичная (целом)	Вторичная (целом)	Вторичная (целом)
Строение и положение сердца	Однокамерное или многокамерное, на спинной стороне тела	2-, 3-, 4-камерное, на брюшной стороне тела	Нет
Кровеносная система	Незамкнутая (кроме кольчатых червей)	Замкнутая	Замкнутая
Расположение органов чувств	Различные части тела	Голова	Различные части тела
Органы захвата пищи	Конечности	Челюсти; у некоторых — конечности	Нет; питаются пассивно

Спереди на голове широкая присасывательная воронка, по краям которой расположены кожистые выросты. Внутри воронки и на конце мощного языка находятся роговые зубы. Кожа плотная, голая, эпидермис содержит железистые клетки, выделяющие на поверхность тела слизь. Непарное ноздревое отверстие расположено у миног на верху головы, между глазами, у миксин оно находится на переднем конце головы. Позади ноздри имеется светочувствительное пятно. По бокам переднего конца тела ряд округлых (а не щелевидных, как у рыб) жаберных отверстий.

Осевой скелет туловища образован хордой, в соединительнотканной оболочке которой закладываются элементы позвонков: зачатки верхних дуг позвонков. Для защиты головного мозга развивается черепная коробка. Хрящевая жаберная решетка состоит из не расчлененных на отделы вертикальных жаберных дуг.

Туловищная мускулатура сегментирована. Полость тела — целом, покрытый тонкой эпителиальной оболочкой (брюшиной).

Пищеварительная система начинается широкой предротовой воронкой, вооруженной роговыми зубами. Ротовое отверстие лежит на дне воронки и ведет в глотку. У миног глотка разделена на две части: верхнюю — пищеварительную (пищевод), по которой проходит пища, и нижнюю — дыхательную трубку. Желудок не развит, и пищевод переходит непосредственно в кишку, которая имеет спиральный клапан в виде изгибающейся складки для увеличения поверхности кишки и замедления прохождения пищи. Задний конец кишечной трубки открывается анальным отверстием. Круглоротым свойственно выделять пищеварительные соки в тело жертвы, где и начинается химическая обработка пищи (внекишечное пищеварение). Печень развивается как вырост переднего отдела кишки. Поджелудочная железа диффузная. Ее клетки рассеяны по стенке кишечника.

Дыхательная система представлена жаберными мешками (семь пар), расположенными по бокам короткой, слепо заканчивающейся дыхательной трубки. Стенки мешков покрыты многочисленными пластинками — жаберными лепестками, пронизанными кровеносными капиллярами, где происходит газообмен. Внутренние отверстия жаберных мешков открываются в дыхательную трубку, а наружные — во внешнюю среду. Жаберные мешки и лепестки имеют энтодермальное происхождение.

В связи с паразитическим типом питания (путем присасывания к телу жертвы) ток воды при дыхании идет через наружные жаберные отверстия в жаберные мешки и выходит обратно этим же путем.

Кровеносная система замкнутая. Сердце состоит из двух камер — предсердия и желудочка. К предсердию примыкает тонкостенный венозный синус (венозная пазуха), куда впадают все венозные сосуды. Все отделы сердца содержат венозную кровь. От передней части желудочка отходит брюшная аорта, которая делится на приносящие жаберные артерии, идущие к межжаберным перегородкам. Выносящие жаберные артерии впадают в непарный корень аорты, от которого отходят вперед сонные артерии, а назад — спинная аорта. Кровь от спинной аорты поступает ко всем органам тела. От головы венозная кровь собирается в парные передние кардиальные вены, впадающие в венозную пазуху. Сюда же поступает кровь из задних кардиальных вен, собирающих кровь от туловища. От кишечника кровь собирается в подкишечную вену; попав в печень, она образует воротную систему кровообращения. Из печени кровь по печеночной вене изливается в венозную пазуху. Воротной системы почек нет.

Нервная система состоит из головного и спинного мозга. Мозжечок почти не развит. Все отделы расположены в одной плоскости, то есть не образуют типичных для более высокоорганизованных позвоночных изгибов. Крыша мозга не имеет нервного вещества и целиком эпителиальная. От головного мозга отходят 10 пар головных нервов. Спинномозговые нервы отходят двумя корешками — спинным и брюшным, которые, в отличие от других позвоночных, не соединяются и не образуют общего смешанного нерва.

Органы чувств устроены очень просто. Орган слуха представлен внутренним ухом — перепончатым лабиринтом с двумя (у миног) полукружными каналами. Глаза развиты слабо, расположены по бокам головы. Имеют строение типичное для позвоночных животных, но покрыты полупрозрачной кожей. Миноги могут видеть контуры подводных предметов лишь на близком расстоянии. Орган химического чувства (обоняния) представлен непарной ноздрей, носовым ходом и слепым выростом, заканчивающимся под черепом. В коже с обеих сторон тела проходит боковая линия. Она представлена неглубокими ямками, на дне которых расположены окончания блуждающего нерва (X пара головных нервов). Воспринимает токи воды, регистрируя приближение других животных или встречу с препятствиями. На голове у морской миноги имеется слабый электрический орган. По изменению электрического поля животное может чувствовать приближение другого организма или препятствия. В толще кожи разбросаны нервные окончания механо-, хемо- и терморецепторов.

Выделительная система представлена туловищными, или первичными, почками, имеющими лентовидную форму и лежащими по бокам спинной аорты вдоль всей брюшной полости. Мочеточники (вольфовы каналы), отходящие от парной почки, впадают в мочеполовой синус, открывающийся наружу на конце мочеполового сосочка.

Половая система. Раздельнополые. Половые железы непарные, специальных протоков не имеют. Половые продукты через разрывы стенок железы выпадают в брюшную полость, откуда выводятся в мочеполовой синус и через канал мочеполового сосочка наружу. Оплодотворение наружное. Развитие с метаморфозом. Личинка (пескоройка) живет в реках, и до ее превращения во взрослую миногу проходит несколько лет.

Надкласс рыбы

Основные ароморфозы:

1. Замена хорды хрящевым, затем костным позвоночником.
2. Активный поиск и захват пищи (появление челюстей).
3. Образование черепа, защищающего мозг.
4. Возникновение парных конечностей — плавников.
5. Развитие головного мозга и органов чувств. Ведущий отдел головного мозга — средний мозг (ихтиопсидный тип мозга).
6. Во внутреннем ухе появляются три полукружных канала, лежащие во взаимно перпендикулярных плоскостях.

7. Один круг кровообращения. Сердце двухкамерное. В сердце венозная кровь. У двоякодышащих рыб намечается образование второго, (легочного) круга кровообращения.
8. Обонятельные мешки парные. Каждый из них открывается наружу самостоятельным носовым ходом (ноздри парные).
9. Органы дыхания — жабры.
10. Пищеварительный тракт дифференцирован: обособляется желудок, кишечник подразделяется на тонкий и толстый отделы.
11. Дифференцировка пищеварительной железы на поджелудочную и печень.
12. Образование туловищных почек (первичных почек мезонефроса).
13. В коже возникают защитные, преимущественно костные образования — чешуи.

Этот подкласс включает два современных класса рыб: *хрящевые* и *костные*. Среда обитания — морские и пресные водоемы. В настоящее время известно более 20 тыс. видов.

Представитель *класса Костные рыбы — речной окунь*. Относится к *отряду Окунеобразные (надотряд Костистые)*. Распространен в пресных водоемах.

Строение речного окуня. Обтекаемая форма тела, уплощенная с боков. Тело состоит из головы, туловища и хвоста. Границей между головой и туловищем служит жаберная щель, а между туловищем и хвостом — анальное отверстие.

Рот у костистых рыб расположен на переднем конце головы, отчего таких рыб называют конечноротыми (в отличие от поперечноротых рыб — акул). По бокам головы находятся крупные плоские глаза. Впереди лежат парные ноздри — органы обоняния. Ноздри открываются в обонятельную ямку и не сообщаются между собой.

Жаберная крышка костная. В связи с этим вместо пяти жаберных отверстий (у хрящевых рыб) образуется одна жаберная щель.

Парные плавники (грудные, брюшные) расположеы в вертикальной плоскости. Спинные плавники снабжены мягкими ветвистыми и твердыми колючими лучами. Лучи связаны между собой тонкой кожистой перепонкой. Хвостовой плавник гомоцеркального типа (равнолопастной) — основной орган передвижения. На нижней стороне тела ближе к заднему концу находится подхвостовой, или анальный, плавник. Перед ним в общем углублении лежат три отверстия: анальное, половое и выделительное (у хрящевых рыб имеется клоака).

Органы движения, *плавники*, делятся на две группы:

парные (грудные, брюшные) обеспечивают повороты, поддержание равновесия, медленные движения;

непарные (спинной, анальный) обеспечивают устойчивость при движении, хвостовой выполняет функции руля.

Вдоль тела тянется хорошо заметная боковая линия — орган ориентации рыб.

Тело окуня покрыто костной (ганоидной) чешуей, состоящей из прозрачных костных пластинок. Каждая чешуйка лежит в особом кармане. Чешуи налегают друг на друга в виде черепицы, защищающей тело рыбы.

Тело рыбы покрыто слизью, способствующей лучшему передвижению окуня в плотной водной среде, уменьшающей трение при плавании и обладающей бактерицидными свойствами, препятствующими проникновению в кожу бактерий.

Скелет костный. Разделен на отделы: осевой скелет (позвоночник), скелет головы (череп) и скелет конечностей (плавники).

Позвоночник делится на два отдела: туловищный и хвостовой. Состоит из двояковогнутых позвонков, между которыми сохранились остатки хорды. Туловищный позвонок состоит из тела позвонка, верхней и нижней дуги. Концы верхних дуг срастаются, образуя спинномозговой канал, и заканчиваются длинным непарным остистым отростком. Нижние дуги разрастаются в стороны в виде двух поперечных отростков, к которым причленяются длинные и тонкие ребра. У хвостовых позвонков хорошо выражены нижние дуги, которые образуют гемальный канал и заканчиваются нижним остистым отростком. По гемальному каналу проходят кровеносные сосуды. Ребра отсутствуют.

Позвонки соединяются друг с другом при помощи суставных отростков, расположенных у основания верхних дуг. Такое соединение обеспечивает прочность скелета при сохранении его подвижности. У активно плавающих рыб всегда имеется развитый позвоночник. Позвоночный столб у рыб неподвижно соединен с черепом.

Череп состоит из большого количества костей: мозговой (черепной) коробки, челюстных костей, жаберных дуг и жаберных крышек.

Скелет конечностей включает пояс и скелет свободных конечностей.

Первичный плечевой пояс представлен лопаткой и коракоидом (врановой костью). Сверху к нему прикрепляется большая серповидная кость с вытянутым, заостренным отростком — клейтрумом. С помощью двух маленьких косточек вторичного пояса (надклейтрум и заднетеменная кость) плечевой пояс неподвижно сочленяется с черепом. Тазовый пояс прост и имеет форму треугольной кости. Соединен с парными брюшными плавниками. Лежит в толще брюшной мускулатуры и не соединен с позвоночником.

Скелет свободных конечностей (плавников) состоит из хрящевых или костных лучей, покрытых кожей (рис. 128).

Мышечная система состоит из отдельных сегментов, разделенных соединительнотканными перегородками. Появляются группы мышц (жаберные, мышцы парных плавников). Сокращения мышц обеспечивают изгибание позвоночника и приводят в движение хвостовую лопасть.

Нервная система состоит из спинного и головного мозга. Головной мозг представлен пятью отделами: передним, промежуточным, средним, продолговатым и мозжечком. Хорошо развиты обонятельные доли перед-

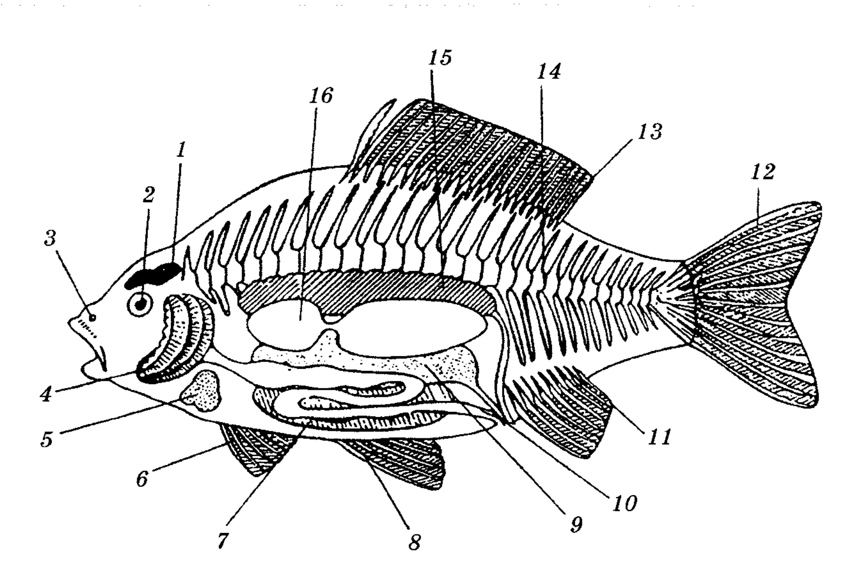


Рис. 128. Схема строения костных рыб: *1* — мозг; *2* — глаза; *3* — обонятельные ямки; *4* — жабры; *5* — сердце; 6 — грудной плавник; *7* — кишечник; *8* — брюшной плавник; *9* — половая железа; *10* — анальное отверстие; *11* — анальный плавник; *12* — хвостовой плавник; *13* — спинной плавник; *14* — позвоночник; *15* — почка; *16* — плавательный пузырь

него мозга. Передний мозг мал по размерам, крыша эпителиальная и не содержит мозгового вещества. К промежуточному мозгу подходят зрительные нервы. В среднем мозге хорошо развиты зрительные центры. Мозжечок отвечает за координацию движений и в связи со сложными движениями в воде достигает крупных размеров. В продолговатом мозге находятся центры регуляции дыхательной, кровеносной, пищеварительной систем, а также центры органов чувств (слуха, боковой линии). От головного мозга отходят десять пар черепно-мозговых нервов.

Органы чувств. Вкусовые рецепторы (органы химического чувства) располагаются по всей поверхности тела — на голове, плавниках, в глотке, пищеводе, ротовой полости. Эти рецепторы важны для поиска и распознавания пищи. Экспериментально установлено, что рыбы могут различать горькое, соленое, кислое, сладкое.

Органы обоняния представлены парными слепыми обонятельными мешками, на спинной стороне головы, выстланными обонятельным эпителием. Парные наружные ноздри соединяют полости этих мешков с внешней средой. Внутренних ноздрей (хоан) нет. Орган обоняния позволяет рыбам находить партнера в период размножения, чувствовать приближение добычи или опасность.

Органы зрения (глаза) располагаются по бокам головы. Зрение монокулярное. Роговица плоская, хрусталик имеет шаровидную (сферическую) форму. Рыбы могут видеть только на близком расстоянии. Круговые мышцы зрачка и хрусталика отсутствуют. Аккомодация (изменение фокусного расстояния) происходит за счет перемещений хрусталика к передней камере или от нее с помощью отростка сосудистой оболочки (серповидного отростка), который прикрепляется к задней стенке хрусталика. В сетчатке содержатся палочки и колбочки (цветовое зрение).

Орган слуха и равновесия представлен внутренним ухом с тремя полукружными каналами (орган равновесия), содержащими жидкость с взвешенными твердыми кристаллами. Рыбы способны издавать и воспринимать различные звуки в широком диапазоне. Звуковая проводимость тканей тела рыбы близка к звукопроводимости воды, поэтому звуковые волны передаются непосредственно через ткани.

Боковая линия *(орган осязания)* — орган, воспринимающий направление, перемещение воды, ее давление и силу потока. Это группа чувствительных клеток, погруженных в каналы, проходящие под кожей и открывающиеся на поверхность тела отверстиями.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, ограниченным челюстями с коническими зубами (для захвата и удержания пищи). Настоящего языка нет. Крышей ротовой полости является основание черепа (первичное твердое нёбо). Глотка, пронизанная жаберными щелями, переходит в короткий пищевод, а затем в растяжимый желудок. От него отходит тонкая кишка, образуя характерный изгиб, после чего кишка тянется прямо назад (толстая кишка) и открывается наружу самостоятельным анальным отверстием. В начальной части тонкой кишки расположены слепые выросты — пилорические придатки, выполняющие функцию увеличения пищеварительной поверхности кишечника. У рыб развита печень, желчный пузырь, в петле кишечника располагается поджелудочная железа в виде долек. От переднего отдела кишечника обособляется *плавательный пузырь* (вырост спинной стенки пищевода), наполненный смесью газов. Его функции: гидростатическая, газообменная (частично), резонансная (увеличение диапазона воспринимаемых звуковых волн).

Дыхательная система представлена жабрами, которые состоят из четырех пар жаберных дуг. На жаберных дугах расположены жаберные тычинки, выполняющие функцию цедильного аппарата, а также жаберные лепестки, снабженные густой сетью капилляров. Вода, попадающая в глотку через рот, омывает жаберные лепестки, в которых происходит газообмен (поступление кислорода в кровь и выведение из нее углекислого газа).

Акт дыхания у рыб производится движением жаберных крышек: рыба приподнимает жаберную крышку, жаберная перепонка прижимается к жаберной щели. В результате образуется пространство с пониженным давлением, и вода из ротоглоточной полости всасывается в боковую жаберную полость. При опускании жаберной крышки создается

избыточное давление, и вода через наружные жаберные отверстия выталкивается наружу.

У рыб могут возникать приспособления для использования атмосферного кислорода: стенки кишечника с кровеносными сосудами, выросты дорсальной и вентральной стенки глотки, плавательный пузырь. Органы воздушного дыхания обеспечивают выживание особей в сильно загрязненных водоемах, где количество кислорода в воде снижается.

Кровеносная система замкнутая. Один круг кровообращения. На брюшной стороне располагается двухкамерное сердце, состоящее из предсердия и желудочка, содержащее венозную кровь. Венозная кровь из желудочка сердца поступает в брюшную аорту и далее по четырем приносящим жаберным артериям в жабры. В жаберных лепестках кровь насыщается кислородом и становится артериальной. Затем выносящие жаберные артерии впадают в корни аорты и далее в спинную аорту, несущую кровь к голове, мускулатуре и по всем внутренним органам. Венозная кровь возвращается в сердце по непарной хвостовой вене и по парным задним и передним кардиальным венам. Правая задняя кардиальная вена проходит через почки, не разветвляясь, а левая дает сеть капилляров. Воротная система почек развита только в левой почке. Задние кардиальные вены сливаются с передними и образуют кювьеровы протоки. Подкишечная вена проходит через печень и, распадаясь там на капилляры, образует воротную систему печени. Из печени выходит печеночная вена, впадающая, как и кювьеровы протоки, в венозный синус. У рыб имеются эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. Эритроциты — ядерные.

Выделительная система представлена парными лентовидными туловищными почками (мезонефрос, первичные почки), расположенными по бокам позвоночника почти вдоль всей полости тела. От каждой почки отходят мочеточники, сливающиеся в общий проток и впадающие в мочевой пузырь, который самостоятельным отверстием мочеиспускательного канала открывается позади анального отверстия во внешнюю среду. Через почки выводятся продукты азотистого обмена — мочевина, растворенная в воде. Основным конечным продуктом азотистого обмена является аммиак. Он обладает высокой токсичностью, и накопление его в крови в больших концентрациях нежелательно, вредно для организма. Благодаря растворимости аммиака в воде выделение продуктов обмена возможно через жабры и кожу.

Половая система. Раздельнополые. Половые железы парные. Оплодотворение наружное. Развитие прямое. Икра богата желтком, и последующее развитие осуществляется во внешней среде.

Особенности размножения рыб:

1. У большинства рыб осуществляется выметывание (нерест) большого количества икры в воду, где происходит ее оплодотворение и развитие зародышей (речной окунь). При этом большое количество икринок погибает на ранних стадиях развития от хищников или попадая

Многообразие рыб

Класс	Надотряд	Отряд	Представители
Хрящевые рыбы (более 600 видов)	Акулы	Акулообразные	Голубая акула, белая акула, тигровая акула, кошачья акула, китовая акула, полярная акула, молот-рыба, пилонос, катран
	Скаты	Скаты	Электрический скат, шиповый скат, манта, хвостокол, рыба-пила
Костные рыбы (20 тыс. видов)	Кистеперые	Целокантовые	Латимерия
	Двоякодышащие	Церотодонтовые	Австралийский рогозуб (неоцератод), африканский протоптерус, американский лепидосирен, чешуйчатник
	Хрящевые ганоиды	Осетрообразные	Лжелопатонос, осетр, севрюга, белуга, стерлядь
	Костистые рыбы (включает 30 отрядов)	Сельдеобразные	Сельдь, сардина, форель, килька, хамса, семга, шпроты, лосось, тюлька, горбуша, омуль
		Карпообразные	Толстолобик, плотва, язь, линь, лещ, карась, вобла, красноперка, амур, сазан (карп), пиранья, пескарь
		Окунеобразные	Судак, скумбрия, окунь, тунец, макрель, зубатка, ерш, бычок, ставрида, рыба-ангел
		Трескообразные	Треска, навага, сайда, пикша, минтай, путассу, налим, хек, сайка, макрурус
		Щукообразные	Щука
		Угреобразные	Угорь, мурена
		Кефалеобразные	Кефаль, лобан
		Сарганообразные	Сарган, сайра
		Колюшкообразные	Морской конек, морская игла, колюшка
		Камбалообразные	Камбала, палтус

в неблагоприятные условия. Существуют нерестовые миграции. Проходные рыбы осуществляют миграцию из морей в реки. Лососевые — кета, горбуша — проделывают длинный путь из моря в реки, где существует благоприятный кислородный режим для развития икры. Некоторые (речной угорь) плывут на нерест из рек в моря.

Сравнительная характеристика классов рыб

Признак	Класс Хрящевые рыбы	Класс Костные рыбы
Основная среда обитания	Моря	Моря, пресные воды
Образ жизни	Активно плавающие хищники	Разнообразные способы питания и движения
Надотряды	Акулы, скаты	Двоякодышащие, кистеперые, хрящевые ганоиды, костистые
Кожа	Плакоидная чешуя (пластинка с зубцами). Дентиновая пластинка с зубцом образована дермой, а эмалевый чехлик, покрывающий зубец, является производным эпидермиса	Костная чешуя (тонкие костные пластинки, образующиеся за счет дермы): ктеноидная, циклоидная; реже ганоидная
Скелет	Хрящевой	Костно-хрящевой или костный. К позвонкам прикреплены ребра
Хорда	Сохраняется между позвонками или в виде стержня, проходящего в позвоночнике	Незначительные остатки сохраняются в промежутках между позвонками. (Хорошо развитая хорда сохраняется только у примитивных групп данного класса)
Жабры	Жаберные пластины, прикрепленные к жаберным дугам. 5–7 пар жаберных щелей, открывающихся на поверхности тела самостоятельными отверстиями. Жаберные крышки отсутствуют.	Жаберные лепестки и тычинки, прикрепленные к четырем жаберным дугам. Покрыты жаберными крышками
Механизм дыхания	Несовершенен, так как не способны активно заглатывать воду. Она поступает за счет того, что эти рыбы постоянно плавают с открытым ртом	Более совершенен, так как вода активно заглатывается
Положение парных плавников	Горизонтальное	Вертикальное (вдоль туловища)
Форма хвостового плавника	Неравнолопастной (гетероцеркальный) — с большой верхней и малой нижней лопастями, расположен вертикально	Равнолопастной (гомоцеркальный), расположен вертикально
Вытянутый рострум	Есть	Преимущественно нет

Окончание

Признак	Класс Хрящевые рыбы	Класс Костные рыбы
Положение рта	На брюшной стороне (нижнепоперечноротые)	Преимущественно на передней части головы (конечноротые)
Брызгальце (рудимент жаберной щели)	Хорошо развиты, расположены за глазами	У большинства видов отсутствуют
Плавательный пузырь	Отсутствует	Имеется у большинства видов
Особенности строения кишечника	В кишечнике имеется спиральный клапан. Кишечник заканчивается клоакой	У подавляющего большинства видов спиральный клапан отсутствует (исключение — осетровые). В начальной части тонкого кишечника имеются слепые выросты — пилорические придатки, увеличивающие всасывающую поверхность. Кишечник заканчивается анальным отверстием
Сердце	Имеется артериальный конус	Имеется луковица аорты. Артериальный конус сохраняется только у примитивных групп
Особенности строения выделительной системы	Моча выводится в клоаку	Моча выводится наружу через мочевое отверстие. (Клоака имеется лишь у незначительного числа видов)
Оплодотворение	Внутреннее	Наружное, реже внутреннее
Особенности размножения	Откладка яиц, яйцеживорождение и живорождение	Выметывание икры (реже живорождение)

2. Выметывание небольшого количества икры, которая благодаря заботе о потомстве имеет больше шансов на выживание (например, самец трехиглой колюшки строит гнезда, самец морского конька вынашивает развивающуюся икру в специальной сумке и др.).
3. Яйцеживорождение (гуппи, меченосцы) — из половых путей самки появляются личинки, превращающиеся при переходе к самостоятельному питанию в мальков.

Систематика рыб сложная и продолжает совершенствоваться.

Класс Хрящевые рыбы

Особенности: имеют хрящевой скелет, хорда сохраняется в течение всей жизни; на переднем конце головы — рострум (ротовое отверстие на нижней поверхности головы в виде поперечной щели); отсутствуют жа-

берные крышки, поэтому жаберные щели (5—7 пар) открываются наружу; кожа покрыта плакоидной чешуей, на челюстях чешуя переходит в зубы; плавательный пузырь отсутствует; в кишечнике есть спиральный клапан, который увеличивает площадь всасывающей поверхности, имеется клоака; в сетчатке глаз отсутствуют колбочки (зрение черно-белое); оплодотворение внутреннее, для многих видов характерно живорождение.

Класс Костные рыбы:

1. *Кистеперые рыбы.*
   Особенности: древние вымирающие обитатели, сохранившие хорду; парные плавники имеют подвижное сочленение с поясами конечностей и по строению напоминают скелет пятипалой конечности наземных позвоночных; способны передвигаться по суше; глотка имеет парный вырост — дополнительный орган воздушного дыхания.
2. *Двоякодышащие рыбы.*
   Особенности: древняя группа вымирающих обитателей пресных водоемов, приспособлены к обитанию в воде с низким содержанием кислорода и в часто пересыхающих водоемах; способны переходить в состояние спячки; хорда сохраняется в течение всей жизни; наличие жаберного и легочного дыхания (один или два пузыря, открывающиеся на брюшную сторону пищевода); намечается разделение предсердия и образование легочного круга кровообращения.
3. *Костно-хрящевые рыбы.*
   Особенности: древняя группа, обитающая в морях, размножающаяся в реках; хорда сохраняется в течение всей жизни; в скелете наряду с хрящами появляются костные элементы; чешуи сливаются — пять рядов бляшек; в переднем отделе головы имеется вырост — рострум; есть плавательный пузырь; жаберный аппарат снабжен жаберными крышками; встречаются проходные и пресноводные рыбы.
4. *Костистые рыбы.*
   Особенности: самая многочисленная группа рыб; имеют костный скелет; тело покрыто костной чешуей; жаберный аппарат снабжен жаберной крышкой; плавательный пузырь связан с пищеводом.

Класс Земноводные (амфибии)

Основные ароморфозы: образование пятипалой конечности; развитие мешковидных легких; трехкамерное сердце и возникновение второго круга кровообращения; прогрессивное развитие нервной системы; дифференцировка мышц; формирование среднего уха.

Земноводные — первые наземные позвоночные, сохранившие связь с водной средой. Они занимают промежуточное положение между настоящими наземными и водными позвоночными животными: размножение и развитие происходят в водной среде, а взрослые особи обитают на суше.

Современные земноводные включают три отряда: *безногие* (около 200 видов), *хвостатые* (около 400 видов) и *бесхвостые* (около 4 тыс. видов). Они широко распространены в различных природных зонах, преимущественно населяют влажные места и берега водоемов. Холоднокровные животные активны в утренние и вечерние часы, когда влажность воздуха и температура довольно высоки. Представитель отряда Бесхвостые — *травяная лягушка*. Обитает во влажных местах умеренной зоны.

Строение травяной лягушки. Тело состоит из головы, туловища и парных конечностей. Голова широкая, уплощенная, с большой ротовой щелью и выпуклыми глазами, сзади которых имеются две округлые барабанные перепонки, закрывающие снаружи полость среднего уха (рис. 129). Пара наружных ноздрей закрыта клапанами и связана с внутренними ноздрями — хоанами. Шея почти не выражена. Туловище уплощено и соединено с головой подвижно.

Покров. Кожа голая, лишенная чешуй. Состоит из многослойного эпидермиса и собственно кожи. Эпидермис содержит многоклеточные железы, выделяющие слизь, которая обладает бактерицидными свойствами и облегчает газообмен (кожное дыхание).

Скелет состоит из осевого скелета туловища (позвоночника), скелета головы (черепа) и скелета парных конечностей.

Позвоночник в связи с передвижением прыжками сильно укорочен, позвонки прочно сочленены друг с другом. Состоит из четырех отделов: *шейный* — включает один позвонок, подвижно причленяющийся к затылочному отделу черепа; *туловищный* — включает семь позвонков, ребра редуцированы или отсутствуют; *крестцовый* — включает один позвонок, несущий длинные поперечные отростки, к которым причленяются подвздошные кости таза; *хвостовой* — позвонки срастаются, образуя длинную косточку — уростиль.

Череп широкий и плоский, значительная часть образована хрящом. Крупные отверстия глазниц располагаются сверху, а не с боков, как у рыб. Соединяется с позвоночником при помощи двух мыщелков, образованных затылочными костями.

Скелет конечностей включает пояса конечностей и скелет свободных конечностей. *Плечевой пояс* представлен парными костями — лопатками, ключицами, вороньими костями (коракоидами) и непарной костью грудины. Грудной клетки нет. Скелет передней конечности состоит из плеча (плечевая кость), предплечья (сросшиеся лучевая и локтевая кости) и кисти (кости запястья, пясти и фаланги пальцев). *Тазовый пояс* представлен парными подвздошными, седалищными и лобковыми костями, сросшимися между собой в таз. Он прикреплен к крестцовому позвонку через подвздошные кости. Скелет задней конечности состоит из бедра (бедренная кость), голени (сросшиеся большая и малая берцовые кости) и стопы (кости

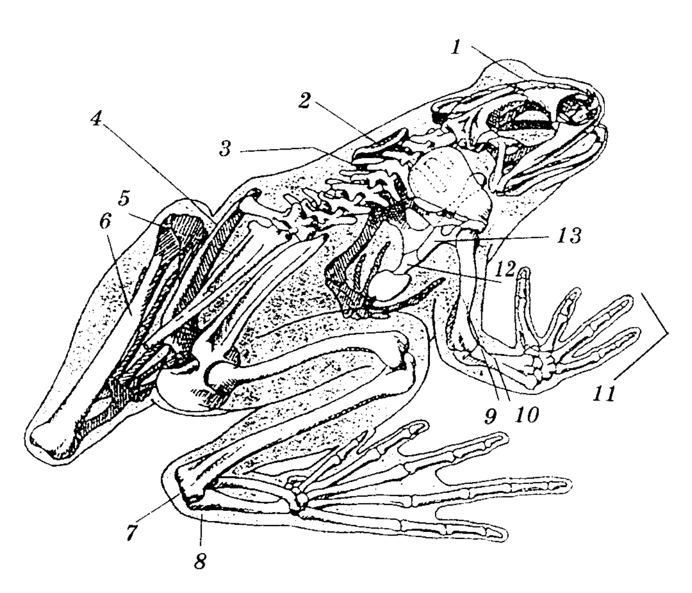


Рис. 129. Скелет лягушки: *1* — череп; *2* — лопатка; *3* — позвоночник; *4* — кости таза; *5* — хвостовая кость; *6* — бедро; *7* — кости голени (срослись в одну); *8* — стопа; *9* — плечо; *10* — предплюсна; *11* — кисть; *12* — грудина; *13* — ключица

предплюсны, плюсны и фаланги пальцев). Перед первым пальцем задней конечности имеется рудимент добавочного пальца. Удлиненные пальцы соединены плавательной перепонкой.

Мышечная система усложняется и специализируется в связи с передвижением по твердому субстрату (выходом на сушу). Мышцы головы поднимают и опускают нижнюю челюсть. Мышцы дна ротовой полости участвуют в процессе легочного дыхания. Туловищная мускулатура сегментирована и представлена мышечными лентами, разделенными соединительной тканью. Сильно развиты мышцы конечностей (особенно задних).

Нервная система. Головной мозг состоит из пяти отделов:
передний мозг более крупный, чем у рыб; полушария мозга полностью разделены; дно боковых желудочков, бока и крыша содержат нервные клетки, т. е. сформирован настоящий мозговой свод — *архипаллиум*, старая кора;
промежуточный мозг хорошо развит, собирает информацию от всех органов чувств, регулирует работу желез внутренней секреции;
средний мозг сравнительно небольших размеров, содержит зрительные доли;
мозжечок слабо развит в связи с однообразными, несложными движениями;

продолговатый мозг является центром регуляции дыхательной, кровеносной и пищеварительной систем. От головного мозга отходят десять пар черепно-мозговых нервов.

Спинной мозг заключен в спинномозговой канал позвоночника. Спинномозговые нервы образуют плечевое и поясничное сплетения. Хорошо развита симпатическая нервная система, представленная двумя нервными стволами, расположенными по бокам позвоночника.

Поведение амфибий несложно и основано на безусловных рефлексах.

Органы чувств. Органы вкуса расположены в ротовой полости и развиты очень слабо. Различают только горькое и соленое. *Органы обоняния* представлены обонятельными мешками со складчатой поверхностью, выстланной чувствительным эпителием. Обонятельные мешки соединены с внешней средой — парными наружными ноздрями, с ротоглоточной полостью — внутренними ноздрями (хоанами). Начинается дифференцировка носовой полости на обонятельный и дыхательный отделы, появляется носослезный канал и железы (смачивающие слизистую обонятельных мешков). Дыхательный отдел обонятельного мешка не имеет складок и выстлан простым эпителием. Орган обоняния функционирует только в воздушной среде, а в воде наружные ноздри закрываются клапанами. В области хоан имеется якобсонов (вомероназальный) орган для получения обонятельной информации о пище, находящейся в ротовой полости. *Органы зрения* (глаза) имеют строение, характерное для наземных животных. Зрение бинокулярное. Роговица становится выпуклой (в воде уплощается), хрусталик приобретает форму двояковыпуклой линзы, что увеличивает дальнозоркость. Появляются круговые мышцы зрачка и хрусталика. Аккомодация зрения осуществляется за счет перемещения хрусталика при помощи сокращения ресничной мышцы. Взрослые особи имеют веки (верхнее и нижнее), мигательную перепонку (третье веко) в переднем углу глаза, предохраняющие от высыхания и загрязнения. Имеется слезная железа, секрет которой омывает глазное яблоко. *Орган слуха и равновесия* представлен средним, внутренним ухом с тремя полукружными каналами (орган равновесия). Орган слуха приспособлен к восприятию звуковых раздражений в воздушной среде. Наружные слуховые отверстия располагаются на голове позади глаз и затянуты округлой барабанной перепонкой, воспринимающей звуковые колебания. Колебания перепонки передаются к слуховой косточке — стремечку, — расположенной в полости среднего уха. Стремечко упирается в овальное окно, ведущее в полость внутреннего уха, передавая ему колебания барабанной перепонки. Нижняя часть полости среднего уха открывается в ротоглотку с помощью слуховой (евстахиевой) трубы для выравнивания давления по обе стороны барабанной перепонки. *Органы осязания* — кожные рецепторы. Боковая линия свойственна личинкам всех амфибий. Чувствительные клетки этого органа расположены не в углубленном канале, а лежат поверхностно в коже (рис. 130).

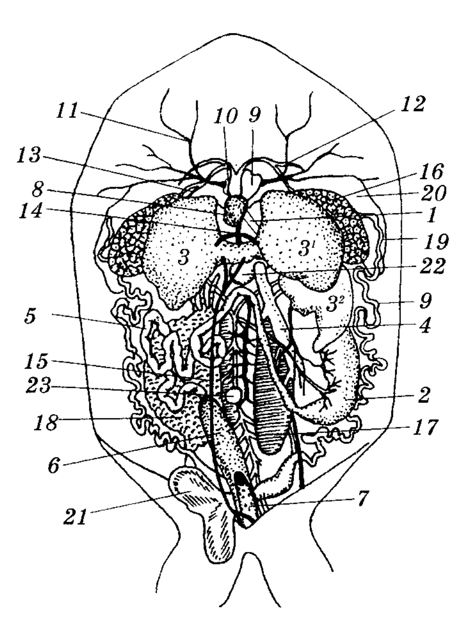


Рис. 130. Анатомия самки лягушки:
1 — пищевод; *2* — желудок; *3*, *3'*, *3²* — доли печени; *4* — поджелудочная железа; *5* — тонкая кишка; *6* — прямая кишка; *7* — клоака; *8* — желудочек сердца; *9* — левое предсердие; *10* — правое предсердие; *11* — сонная артерия (правая); *12* — корень аорты (левый); *13* — легочная артерия (левая); *14* — нижняя полая вена (задняя); *15* — брюшная вена; *16* — легкие; *17* — левая почка; *18* — правый яичник; *19* — левый яичник; *20* — устье (воронка) левого яйцевода; *21* — мочевой пузырь; *22* — желчный пузырь; *23* — селезенка

Пищеварительная система. Все земноводные — активные хищники, реагирующие на подвижную добычу (беспозвоночные, мальки рыб). Ротовое отверстие ведет в обширную ротоглоточную полость, которая лишена жаберных щелей (за исключением личинок головастиков). Крышей полости является основание черепа — первичное твердое нёбо. Зубы не дифференцированные, располагаются на верхней челюсти и служат для удержания добычи. Язык двураздельный, прикреплен передним концом к нижней челюсти и легко выбрасывается за добычей. В ротовую полость открываются протоки слюнных желез. Проглатыванию добычи помогают глаза, втягивающиеся в ротовую полость. Далее идет короткий пищевод, желудок, кишечник, состоящий из двенадцатиперстной кишки (куда впадают протоки печени и поджелудочной железы), тонкой кишки и прямой кишки, заканчивающейся расширением — клоакой. В клоаку впадают протоки половых желез, мочеточники и мочевой пузырь (вырост стенки клоаки).

Дыхательная система. Во взрослом состоянии дыхание происходит при помощи парных легких и кожи. Легкие — парные мешки, имеющие тонкие ячеистые стенки, пронизанные кровеносными капиллярами, где происходит газообмен. Воздухоносные пути короткие, представлены носовой и ротоглоточной полостями, гортанью. В гортани самцов имеются голосовые связки (способные издавать звуки). Дыхание обеспечивается движениями дна ротоглоточной полости. При опускании дна воздух засасывается в ротоглоточную полость через ноздри. При поднимании дна полости и закрывании ноздрей клапанами воздух проталкивается в легкие. Дыхательная поверхность легких невелика и соотносится с площадью поверхности кожи как 2 : 3. Дополни-

Сравнительная характеристика лягушки и головастика

Признак	Головастик	Лягушка
Форма тела	Рыбообразная. Хвост с плавательной перепонкой. На некоторых стадиях развития нет конечностей	Тело укорочено. Хвоста нет. Хорошо развиты две пары конечностей
Образ жизни	Водный	Наземный, полуводный
Передвижение	Плавание при помощи хвоста	На суше — прыжки при помощи задних конечностей. В воде — отталкивание задними конечностями
Пища	Водоросли, простейшие	Насекомые, моллюски, черви, мальки рыб
Дыхание	Жабры (сначала наружные, затем — внутренние). Через поверхность хвоста (кожное)	Легочное, кожное
Органы чувств: — боковая линия	Есть	Нет
— слух (среднее ухо)	Нет	Есть
Кровеносная система	Один круг кровообращения. Двухкамерное сердце. Кровь в сердце венозная	Два круга кровообращения (появляется легочный). Трехкамерное сердце. Кровь в сердце смешанная

тельный газообмен происходит через влажную кожу. Кожное дыхание осуществляется как в воде, так и на суше. Особое значение оно имеет при длительном нахождении в воде (во время спячки, в случае опасности).

В личиночном состоянии дыхание происходит при помощи жабр.

Кровеносная система замкнутая, состоит из малого (легочного) и большого кругов кровообращения. Появление второго круга связано с появлением легочного дыхания. Сердце трехкамерное, состоит из двух предсердий и одного желудочка, имеющего на внутренней поверхности складки (трабекулы), препятствующие полному смешению артериальной и венозной крови. Оба предсердия открываются в желудочек одним общим отверстием. Из желудочка выходит один сосуд — *артериальный конус* со спиральным клапаном в основании, который обеспечивает распределение крови. От артериального конуса отходят три пары артерий: *кожно-легочные артерии* несут венозную кровь к коже и легким; *правая и левая дуги аорты* несут смешанную кровь, сливаясь, образуют *спинную аорту*, от которой отходят артерии ко всем частям и органам тела. *Сонные артерии* несут артериальную кровь к голове.

Многообразие земноводных

Отряд	Особенности	Представители
Бесхвостые (более 4 тыс. видов)	См. строение травяной лягушки	Травяная лягушка, квакша, озерная лягушка, зеленая жаба, пипа, жаба-повитуха, жерлянки
Хвостатые (400 видов)	Удлиненное тело; конечности одинаковой длины (у сирен задних конечностей нет); передвигаются змееобразно, изгибая тело и хвост; ключицы отсутствуют; кости предплечья и голени не слиты; дышат легкими, жабрами, кожей; сохраняются органы боковой линии	Саламандра, гребенчатый тритон, амбистома и ее личинка — аксолотль, протей европейский, сирена, углозуб
Безногие (163 вида)	Червеобразная форма тела; хвост, конечности и их пояса отсутствуют; рудименты органов зрения и слуха; имеется копулятивный орган (выпячивание стенки клоаки); ведут подземный образ жизни	Настоящая червяга, рыбозмей

От задней части тела кровь собирается в непарную заднюю полую вену, проходя через воротную систему печени и почек, впадает в венозную пазуху и правое предсердие. От передней части тела венозная кровь собирается в правую и левую передние полые вены, в венозную пазуху и правое предсердие.

Малый (легочный) круг кровообращения начинается кожно-легочными артериями, несущими венозную кровь к органам дыхания, где происходит газообмен. От легких обогащенная кислородом кровь по парным легочным венам попадает в левое предсердие.

Большой круг кровообращения начинается дугами аорты и сонными артериями, которые ветвятся в органах и тканях. Венозная кровь по парным передним полым венам и непарной задней попадает в правое предсердие. В передние полые вены впадают и кожные вены соответствующей стороны, которые несут артериальную кровь.

Выделительная система представлена парными продолговатыми туловищными (мезонефрос, первичными) почками, лежащими в полости тела по бокам от позвоночника; мочеточниками и мочевым пузырем. В туловищных почках не происходит обратного всасывания воды, поэтому мочевой пузырь является резервуаром воды, в котором происходит ее обратное всасывание. При наполнении пузыря моча выбрасывается наружу через отверстие клоаки. Дополнительными органами выделения являются кожа и легкие. Основным конечным продуктом обмена является мочевина. Большая потеря воды организмом через органы выделения и поверхность кожи не позволяет лягушке надолго покидать влажные места.

Половая система. Раздельнополые. Половые железы парные. У самцов семенники не имеют самостоятельных выводных путей. Семявыносящие канальцы проходят через передний отдел почки и впадают в мочеточники, которые одновременно служат и семяпроводами. Перед впадением в клоаку образуется расширение — семенной пузырек, в котором временно резервируется семя. Над семенниками лежат жировые тела, служащие для питания семенников и развивающихся в них сперматозоидов. Величина жировых тел меняется по сезонам. Осенью они велики; весной, во время интенсивного сперматогенеза, вещество их энергично расходуется, и размеры жировых тел резко сокращаются. Копулятивных органов нет. Яичники самок весной увеличены и заполняют всю брюшную полость. Они содержат зрелые яйцеклетки (икринки). Через разрыв тонкой стенки яичника икринки выпадают в полость тела и через воронку яйцевода попадают в длинный извитой яйцевод, который открывается в клоаку. Оплодотворение наружное, происходит в воде.

Развитие (непрямое) происходит с метаморфозом. Через неделю после оплодотворения из икринки вылупляются личинки — *головастики*. Они ведут водный образ жизни, имеют наружные жабры, двухкамерное сердце, один круг кровообращения, органы боковой линии, парные конечности отсутствуют. Некоторые виды земноводных проявляют заботу о потомстве.

Класс Пресмыкающиеся (рептилии)

Основные ароморфозы:

1. Возникновение зародышевых оболочек, обеспечивающих развитие эмбриона в наземных условиях.
2. Прогрессивные преобразования скелета и формирование грудной клетки.
3. Развитие мозга, появление зачатков коры головного мозга.
4. Дифференцировка мышечной системы (появление межреберной мускулатуры).
5. Дифференцировка дыхательных путей и появление ячеистых легких.
6. Развитие неполной межжелудочковой перегородки сердца.
7. Формирование тазовой (вторичной) почки с обратным всасыванием веществ.

Пресмыкающиеся — первые наземные позвоночные, утратившие тесную связь с водой. Среди них встречаются виды, вторично вернувшиеся в водную стихию. Современные пресмыкающиеся включают четыре отряда:

клювоголовые, черепахи, крокодилы и чешуйчатые (змеи, ящерицы, хамелеоны). В настоящее время известно около 7 тыс. видов.

Представитель *отряда чешуйчатые, подотряда ящерицы — прыткая ящерица.*

Строение прыткой ящерицы. Тело удлиненной формы, состоит из головы, шеи, туловища, хвоста и пятипалых конечностей.

Покров. Кожа сухая, покрыта роговыми чешуями, лишена желез (защита от потери воды). На пальцах имеются роговые образования — когти. Рост сопровождается линькой (периодическая смена кожных покровов). Подкожные лимфатические мешки отсутствуют.

Скелет (рис. 131) полностью окостеневает. Состоит из осевого скелета (позвоночник), скелета головы (череп) и скелета конечностей. Позвоночник делится на четыре отдела:

1. Шейный — включает восемь позвонков. Подвижность головы обеспечивается двумя первыми шейными позвонками — атлантом и осевым (эпистрофеем), образующими сустав. Первый имеет вид кольца и сочленяется с непарным мыщелком черепа, второй представляет собой зубовидный отросток, входящий в кольцо первого позвонка и обеспечивающий поворот головы.
2. Грудно-поясничный — состоит из 22 позвонков. Включает грудной отдел, где все позвонки несут хорошо развитые ребра. Первые пять — длинные, прикрепляются к грудине, образуя грудную клетку. Поясничный отдел отличается более развитыми поперечными отростками за счет прирастания к ним рудиментарных ребер.
3. Крестцовый — включает два позвонка, к которым причленяются подвздошные кости таза.
4. Хвостовой — включает несколько десятков позвонков, уменьшающихся в размере в зависимости от длины хвоста.

В случае опасности ящерица спасается от гибели путем отбрасывания хвоста (аутотомия — рефлекторный акт на боль), при этом один из хвостовых позвонков переламывается посередине. Позднее хвост частично отрастает путем регенерации.

Череп почти полностью окостеневает и состоит из большого количества костей. Челюсти вытянуты, что облегчает захват и удержание добычи.

Скелет конечностей включает пояс и скелет свободных конечностей, сходных по строению у земноводных.

Плечевой пояс прикреплен к грудине; тазовый пояс крепится к двум позвонкам крестцового отдела; кости конечностей — локтевая и лучевая, а также большая и малая берцовые не срастаются; стопа и кисть короче, пальцы оканчиваются когтями, плавательная перепонка отсутствует.

Мышечная система развита и более дифференцирована: появляются зачатки подкожной мускулатуры, мощная жевательная мускулатура (движение челюстей), группы мышц шеи (обеспечивают движения голо-

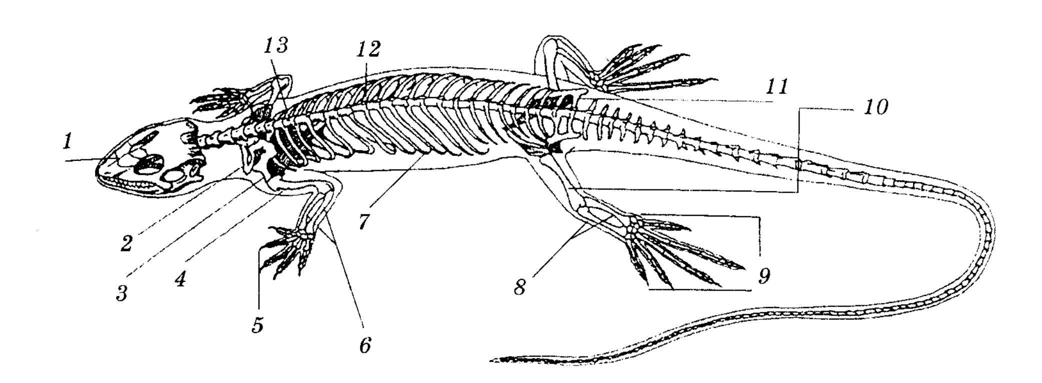


Рис. 131. Скелет прыткой ящерицы: *1* — череп; *2* — ключица; *3* — лопатка; *4* — плечо; *5* — кисть; 6 — кости предплечья; *7* — ребра; *8* — кости голени; *9* — стопа; *10* — бедро; *11* — кости таза; *12* — позвоночник; *13* — грудина

вы), мышцы конечностей. Хорошо развиты межреберные мышцы, которые участвуют в механизме дыхания.

Нервная система более развита, чем у земноводных. Головной мозг земноводных состоит из пяти отделов. *Передний* мозг представлен большими полушариями, разделенными на правую и левую доли, больших размеров за счет скопления полосатых тел. В мозговом слое различают первичный свод (архипаллиум), занимающий большую часть крыши полушарий, а также зачаток новой коры (неопаллиума). Прогрессивное развитие переднего мозга обеспечивает возникновение сложных форм поведения. *Промежуточный* мозг спереди прикрыт передним, а сзади — средним мозгом. В крыше хорошо развиты теменной орган и эпифиз. Теменной орган своим строением напоминает глаз. В нем различают уплотненный прозрачный передний отдел (подобный хрусталику) и бокалообразную заднюю часть, состоящую из чувствующих и пигментных клеток. Он эффективно воспринимает световые раздражения и служит рецептором сезонных изменений. *Средний* мозг увеличен в размере за счет развития зрительных центров. *Мозжечок* сильно развит, движения пресмыкающихся более интенсивные и разнообразные. *Продолговатый* мозг образует изгиб в вертикальной плоскости, также характерный для всех амниот. Центр автоматической двигательной активности и основных вегетативных функций (дыхания, пищеварения, кровоснабжения).

Органы чувств. Орган вкуса представлен вкусовыми луковицами глотки. *Орган обоняния* более дифференцирован и представлен обонятельными мешками, разделенными на обонятельный (верхний) и дыхательный (нижний) отделы. Появляется обонятельная раковина. Имеются обонятельные ходы с парными ноздрями, открывающимися наружу,

а в ротовую полость — хоанами. У черепах и крокодилов отверстия хоан за счет развития вторичного костного нёба смещаются назад, ближе к глотке, что обеспечивает свободное дыхание во время нахождения во рту пищи. Образуется носоглоточный ход. Для восприятия запахов пищи, находящейся во рту, имеется специализированный якобсонов (вомероназальный) орган — извитая и слепо заканчивающаяся полость, отходящая вверх от крыши ротовой полости. *Орган зрения.* Глаза защищены подвижными наружными веками и мигательной перепонкой. Имеются слезные железы, предохраняющие от высыхания. Аккомодация двойная за счет перемещения хрусталика и изменения его кривизны. В склере появляется склеральное кольцо, состоящее из тонких костных пластинок (противостояние давлению). Имеется гребешок — вырост, который отходит от задней стенки глазного яблока и вдается в стекловидное тело, богатый кровеносными сосудами. Обладают цветовым зрением. Глазные яблоки не могут втягиваться в ротовую полость, но способны к вращательным движениям. *Органы слуха и равновесия* сходны с органами земноводных. Отличия: барабанная перепонка расположена в углублении кожных покровов, образуя зачаток наружного слухового прохода. На границе с внутренним ухом в задней стенке появляется, кроме овального, второе перепончатое круглое окно, что уменьшает несжимаемость перилимфы и совершенствует передачу звуковых колебаний. Во внутреннем ухе слепой вырост круглого мешочка увеличивается в длину и начинает изгибаться канал улитки, где формируются части воспринимающего аппарата. Строение среднего уха не изменяется. *Орган осязания* представлен языком, раздвоенным на конце, а также особыми волосками, расположенными на чешуйках и связанными с ними чувствительными клетками, залегающими под эпидермисом.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, ограниченным челюстями с коническими, одинаковыми, прочно прирастающими зубами (гомодонтная система). Язык свободный, впереди мускулистый, подвижный, к концу утончается и раздваивается. Ротовая полость отграничена от глотки развивающимся вторичным костным нёбом. Многоклеточные слюнные железы содержат пищеварительные ферменты. Глотка переходит в узкий пищевод, далее в мускулистый желудок и кишечник. В двенадцатиперстную кишку открываются протоки печени и поджелудочной железы. На границе между тонким и толстым отделами кишечника расположен зачаток слепой кишки. Заканчивается пищеварительный тракт прямой кишкой, открывающейся в клоаку.

Дыхательная система представлена мешковидными легкими со складчатой ячеистой внутренней полостью (для увеличения дыхательной поверхности), пронизанной кровеносными капиллярами. Воздухоносные пути дифференцируются — в трахее формируется хрящевой аппарат, и она

Многообразие пресмыкающихся

Отряды	Особенности	Представители
Чешуйчатые Подотряд Ящерицы (2700—3500 видов)	См. строение прыткой ящерицы	Гекконы, степная агама, круглоголовка, летающий дракон, игуана, веретеница, серый варан, живородящая ящерица, хамелеон, прыткая ящерица
Подотряд Змеи (2700—3000 видов)	Ведут наземный и водный образ жизни; конечности и их пояса отсутствуют; тело покрыто мелкими роговыми чешуйками и щитками; позвоночник состоит из большого количества однообразных позвонков (140—435); позвонки несут свободно заканчивающиеся ребра; подвижное соединение костей челюстного аппарата (для заглатывания крупной добычи); передние зубы у ядовитых змей крупные, имеют канал, по которому стекает яд; неполная грудная клетка, грудина отсутствует, имеется одно правое легкое; мочевого пузыря нет; почки и половые железы вытянутой формы; веки сращены и прозрачны; имеются органы терморецепции для обнаружения теплокровных животных	Сетчатый питон, обыкновенный удав, степной удавчик, обыкновенный уж, полоз, медянка, индийская кобра, среднеазиатская кобра, гадюка, гюрза, гремучая змея, морские змеи
Черепахи (200—250 видов)	Наземные обитатели — растительноядные, водные — хищники; наличие костного панциря, состоящего из верхней (карапакса) и нижней (пластрона) частей, образованных за счет срастания пластин кожи с ребрами и позвонками; у морских черепах конечности преобразованы в ласты; зубы отсутствуют, челюсти покрыты роговыми пластинами; лучше развиты мышцы шеи, хвоста и конечностей; механизм дыхания за счет дна ротовой полости; легкие имеют сложное губчатое строение	Среднеазиатская степная, слоновая, болотная, каретта, дальневосточная, кожистая (без рогового панциря)
Крокодилы (21—23 вида)	Наиболее высокоорганизованная группа; полуводный образ жизни; тело покрыто роговыми чехлами, под которыми развиваются костные пластинки; имеют немногочисленные кожные железы; зубы сидят в ячейках челюстей; имеется вторичное костное нёбо; ноздри с клапанами	Нильский, мексиканский и китайский крокодилы, аллигаторы, гавиал

Окончание

Отряды	Особенности	Представители
	располагаются на бугорках; глаза приподняты над поверхностью головы; на задних конечностях перепонки между пальцами; в плечевом поясе отсутствуют ключицы; мочевой пузырь недоразвит; четырехкамерное сердце (межжелудочковая перегородка неполная); самки охраняют кладку, заботятся о потомстве	
Клювоголовые (один вид)	Наиболее древняя группа; ведут ночной образ жизни; по хребту тянется киль из треугольных роговых пластинок; между телами позвонков сохраняется хорда; имеются брюшные ребра (остатки панциря); роговой клюв в сочетании с зубами; барабанной полости и перепонки нет; копулятивные органы отсутствуют	Гаттерия

разделяется на два бронха. В легких бронхи не ветвятся. Кожного дыхания нет. Дыхание происходит через ноздри путем расширения и сужения грудной клетки с помощью межреберной и брюшной мускулатуры.

Кровеносная система замкнутая, два круга кровообращения, трехкамерное сердце. В желудочке сердца имеется неполная перегородка, препятствующая полному смешиванию артериальной и венозной крови. От желудочка отходят три сосуда: *легочный ствол* (от правой части желудочка) несет венозную кровь к легким. *Правая дуга аорты* (от левой части желудочка) несет артериальную кровь к голове (сонные артерии), передним конечностям (подключичные артерии), далее, сливаясь с левой дугой, образует спинную аорту. *Левая дуга аорты* (над перегородкой) несет смешанную кровь ко всем остальным органам тела, сливаясь в спинную аорту. Смешанная (с высоким содержанием кислорода) кровь по спинной аорте направляется в заднюю часть туловища и к задним конечностям. У ящериц сохраняется сонный проток, который соединяет сонные артерии с дугами аорты. Уровень обмена веществ сохраняется низким, поэтому рептилии — холоднокровные животные.

Малый (легочный) круг кровообращения начинается легочной артерией и заканчивается легочными венами, несущими артериальную кровь в левое предсердие. *Большой круг кровообращения* начинается дугами аорты и заканчивается нижней и двумя передними полыми венами, несущими кровь в правое предсердие.

Выделительная система представлена парными продолговатыми тазовыми (метанефрос, вторичными) почками. От почек отходят мочеточники, открывающиеся в клоаку. На брюшной стороне клоаки находится отверстие мочевого пузыря. Механизм обратного всасывания

в почечных канальцах обеспечивает сохранение воды в организме. Основным конечным продуктом азотистого обмена является мочевая кислота.

Половая система. Раздельнополые. Половые железы парные. У самцов имеется копулятивный орган. Оплодотворение внутреннее. Самки откладывают крупные яйца с большим содержанием желтка. Снаружи яйца покрыты плотной кожистой оболочкой.

Развитие прямое. Из яйца вылупляется молодое животное, отличающееся от взрослого только размерами.

Класс Птицы

Основные ароморфозы: появление четырехкамерного сердца; полное разделение артериального и венозного кровотока; совершенство терморегуляции; формирование губчатых легких; прогрессивное развитие нервной системы; способность к полету; приспособительное поведение.

Птицы — теплокровные животные, способные к полету. Они расселились по всему земному шару, заселили разнообразные места, а также освоили воздушную среду обитания. Современные птицы представлены тремя надотрядами: *бескилевые, пингвины* и *килевые.*

В настоящее время известно более 8 тыс. видов, объединенных в 35—40 отрядов. Представитель *надотряда килевые, отряда голубеобразные — сизый голубь.* Обитает в лесах, горах и городах.

Строение сизого голубя. Тело обтекаемой формы состоит из небольшой головы, шеи, туловища и хвоста. Передние конечности — крылья, задние — ноги. На голове клюв, состоящий из надклювья и подклювья. Клюв покрыт роговым чехлом. У основания надклювья лежат отверстия ноздрей, к ним прилегает участок мягкой голой кожи — восковица. По бокам головы располагаются большие глаза, защищенные верхними, нижними веками и мигательной перепонкой. За глазами находятся наружные слуховые отверстия. Шея длинная и подвижная.

Покров. Кожа тонкая, сухая. Единственная кожная железа, находящаяся у основания хвоста (копчиковая), выделяет жироподобный секрет для смазывания перьев (эластичность, водоотталкивающее свойство). Кожа покрыта перьями.

Тело покрыто контурными перьями (рис. 132, 133). Перо состоит из очина, стержня и опахала. Опахало образовано бородками первого и второго порядка, которые соединяются крючочками, образуя сомкнутую пластинку. Контурные перья на хвосте называются рулевыми, на крыльях — маховыми, а на брюшной и спинной сторонах тела — кроющими. Плоскость крыла образована двумя рядами контурных, маховых перьев, прикрытых налегающими друг на друга кроющими перьями (обтекаемая форма тела). Под кроющими перьями располагаются пуховые. Смена перьевого покрова сопровождается сезонной линькой.

Характеристика перьев

Типы перьев	Строение	Функции
Контурные	Состоят из полого стержня, к которому прикрепляются опахала. Опахало состоит из бородок первого и второго порядка. Последние имеют крючки, сцепляющие их между собой	Создают несущие плоскости (крылья, хвост); формируют контур тела; защищают тело от механических воздействий; обладают термоизоляционными свойствами
Пуховые	Стержень тонкий, нет бородок второго порядка — нет сомкнутого опахала	Термоизоляционная
Пух	Стержень укорочен, и бородки отходят от него одним пучком	Термоизоляционная
Нитевидные	Пуховые перья без бородок	Сигнализируют о токах воздуха под перьевым покровом
Щетинки	Перья с упругим стержнем без бородок. Находятся в углах рта насекомоядных птиц, добывающих корм в воздухе	Увеличение ловчей поверхности рта

Ее функции: приобретение сезонной окраски, демонстрационной окраски в брачный период и терморегуляция. Участки, покрытые контурными перьями, чередуются с участками голой кожи. Отдавая излишки тепла, неоперенные участки предохраняют тело от перегрева. На нижней части (цевка) пальцы покрыты роговыми щитками.

Скелет имеет особенности строения в связи с приспособлением к полету и хождению по суше только на задних конечностях. Легкость скелета обеспечивается пневматичностью костей (наличие воздушных полостей в трубчатых костях). Прочность скелета обеспечивается срастанием отдельных костей (грудина, сложный крестец). Скелет состоит из осевого скелета (позвоночник), скелета головы (череп) и скелета конечностей.

Позвоночник делится на пять отделов: *шейный* включает 14 подвижно соединенных позвонков (рис. 134). *Грудной* состоит из пяти позвонков, сросшихся между собой. Вместе с ребрами и грудиной они образуют грудную клетку. На грудине имеется вырост — киль, увеличивающий площадь прикрепления грудных мышц. *Поясничный* образован шестью позвонками, слившимися в одну сплошную костную пластинку. *Крестцовый* состоит из двух позвонков. Последний грудной позвонок, все поясничные, крестцовые и передние хвостовые (пять) срастаются друг с другом в единый сложный крестец. *Хвостовой* состоит из 15 позвонков. Передние пять позвонков входят в состав сложного крестца, средние шесть остаются свободными, а четыре задних позвонка сливаются, образуя копчиковую кость (пигостиль), к которой прикрепляются основания рулевых перьев.

Череп крупный, сочленен подвижно с позвоночником при помощи одного мыщелка. Состоит из большого мозгового отдела и челюстей, покрытых роговыми чехлами, образующих клюв (без зубов). Череп имеет узкое основание и сильно сближенные стенки огромных глазниц. Происходит срастание костей с исчезновением швов черепа (прочность, легкость конструкции).

Скелет конечностей включает пояса и скелет свободных конечностей.

Плечевой пояс состоит из трех парных костей: лопатки, ключицы и вороньих костей. Обе ключицы срастаются в вилочку, придающую поясу упругость. *Тазовый пояс* прочный, устойчивый. Парные тазовые кости срослись с поясничным и крестцовым отделами позвоночника и первыми хвостовыми позвонками.

Скелет свободных конечностей: передние конечности трансформированы в крылья и состоят из плеча, предплечья и кисти. Кости запястья и пясти сливаются, образуя пряжку. Из пальцев сохраняются только

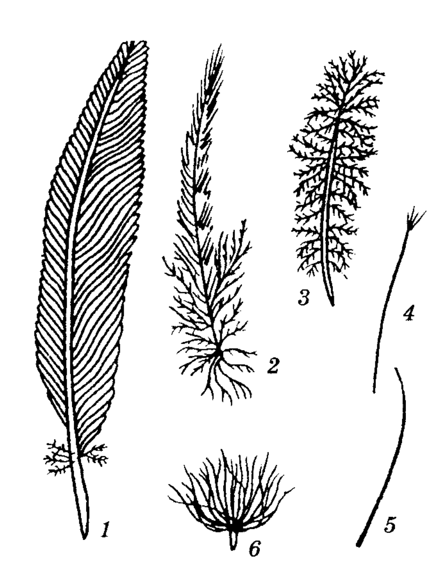


Рис. 132. Типы перьев: *1* — контурное перо; *2* — побочное боковое перо глухаря; *3* — пуховое перо; *4* — нитевидное перо; *5* — щетинка; *6* — собственно пух

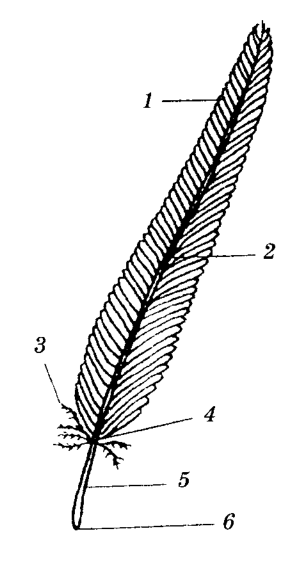


Рис. 133. Строение пера: *1* — опахало; *2* — ствол; *3* — пуховая часть опахала; *4* — верхнее отверстие; *5* — очин; *6* — нижнее отверстие

три — второй, третий и четвертый, при этом третий палец имеет две фаланги, а второй и четвертый — по одной. Задние конечности служат для передвижения по земле и состоят из бедра, голени (малая берцовая кость рудиментарна и прирастает к большой берцовой) и цевки (сросшиеся кости предплюсны и плюсны). Пальцев четыре, три из них направлены вперед, один — назад.

Мышечная система сильно развита и дифференцирована. Наиболее развиты мышцы груди, обеспечивающие движение крыльев. Парные большие грудные, прикрепленные к грудине и ее килю, служат для опускания крыла, подключичные мышцы — для подъема крыла. Длинные мышцы шеи обеспечивают сложные движения головы. Сильно развитые мышцы задних конечностей предназначены для передвижения по земле.

Нервная система состоит из спинного и головного мозга с отходящими от них нервами. Головной мозг представлен следующими отделами:

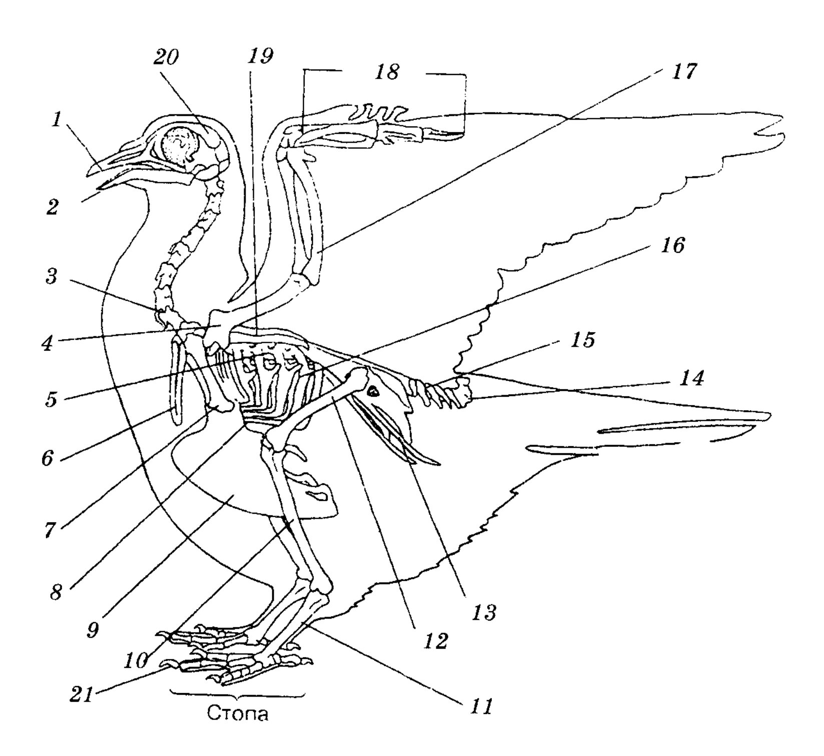


Рис. 134. Скелет голубя (схема): *1* — верхняя челюсть; *2* — нижняя челюсть; *3* — шейные позвонки; *4* — плечо; *5* — грудные позвонки; *6* — ключица; *7* — воронья кость; *8* — грудина; *9* — киль; *10* — голень; *11* — цевка; *12* — бедро; *13* — таз; *14* — копчиковая кость; *15* — хвостовые позвонки; *16* — ребра; *17* — предплечье; *18* — кисть; *19* — лопатка; *20* — череп; *21* — пальцы стопы

1. *Передний мозг* имеет развитые большие полушария. Их поверхность содержит скопление нервных клеток, образующих архипаллиум. Однако большая часть переднего мозга образована полосатыми телами. Борозд и извилин нет. Полушария регулируют сложные формы поведения птиц, зрительные доли развиты сильно, а обонятельные доли — слабо.
2. *Промежуточный мозг* развит слабо. На верхней стороне находится эпифиз, а на дне, позади перекреста зрительных нервов, — крупный гипофиз.
3. *Средний мозг* имеет хорошо развитые зрительные бугры.
4. *Мозжечок* хорошо развит в связи с координацией движений и равновесием во время полета. Состоит из средней доли — червячка и двух боковых выступов. Сзади прикрывает средний мозг и часть продолговатого мозга.
5. *Продолговатый мозг* переходит в спинной мозг.

От головного мозга отходит 12 пар черепно-мозговых нервов.

Спинной мозг имеет утолщение в плечевой и поясничной областях, где от него отходят нервы к передним и задним конечностям, образуя плечевое и тазовое сплетение.

Органы чувств. Ведущими являются зрение и слух. *Орган вкуса* — вкусовые луковицы в глотке. *Орган обоняния* развит слабо. *Орган зрения* очень хорошо развит. Глазные яблоки крупные, располагаются по бокам головы. Поле зрения каждого глаза составляет 150°, а поле бинокулярного зрения — 30—50°. Острота зрения очень высокая. Изображение на сетчатке получается больших размеров, что позволяет различать детали объекта. Сетчатка имеет высокую плотность фоторецепторов, птицы различают цвета и оттенки. Аккомодация (двойная) осуществляется за счет изменения формы хрусталика (под действием ресничной мышцы) и одновременным перемещением относительно сетчатки. В области слепого пятна имеется сосудистое образование — гребень, который является источником питательных веществ и кислорода. Механическая прочность глаз обеспечивается утолщением склеры и появлением в ней костных пластинок. Веки хорошо развиты. Имеется мигательная перепонка (третье веко). *Орган слуха* развит хорошо. Состоит из внутреннего и среднего уха. Во внутреннем ухе удлиняется вырост круглого мешочка и увеличивается число сенсорных клеток. В среднем ухе возрастают размеры барабанной полости, усложняется форма одной слуховой косточки — стремечка, что увеличивает ее подвижность. Увеличиваются размеры барабанной перепонки. Евстахиевы трубы открываются в глотку одним общим отверстием. Появляются зачатки наружного уха, и имеется слуховой проход, заканчивающийся барабанной перепонкой. *Органы кожного осязания* — скопление чувствительных клеток, реагирующих на изменение положения перьев. *Термодетекторы* регистрируют изменения температуры тела, состоят из скопления чувствительных клеток, оплетенных нервными окончаниями.

Пищеварительная система связана с особенностями процессов жизнедеятельности. Теплокровность и высокая подвижность птиц требует значительных количеств пищи и ее быстрого усвоения. Пища в желудочно-кишечном тракте быстро переваривается за счет активности пищеварительных ферментов и увеличения всасывающей поверхности кишечника. Роговые края челюстей образуют клюв, который служит для захвата пищи. Зубов нет. Язык мускулистый, конический, имеет ороговевающие шипики для удержания пищи. Протоки слюнных желез с пищеварительными ферментами. Глотка имеет гортанную щель с дыхательной системой. Пищевод длинный и легко растяжимый, нижняя часть его образует временное вместилище пищи — зоб. Желудок разделен на два отдела: железистый, с толстыми стенками, выделяющими пищеварительные соки; мускульный, с внутренней плотной роговой поверхностью, где пища, смоченная пищеварительными ферментами, механически обрабатывается сокращениями мускулатуры и измельчается за счет камешков (гастролитов).

Кишечник длинный, дифференцирован на двенадцатиперстную кишку (открываются протоки печени и поджелудочной железы), тонкий кишечник, парные слепые и короткий толстый кишечник, заканчивающийся в клоаке. Прямая кишка очень короткая, и непереваренные остатки пищи, не накапливаясь, быстро выводятся наружу. На спинной стороне клоаки имеется слепой вырост — фабрициева сумка, выполняющая функцию железы внутренней секреции и участвующая в иммунной защите организма. Печень большая, двулопастная. Желчный пузырь у голубя отсутствует.

Дыхательная система состоит из сложной системы воздухоносных путей и легких. Воздухоносные пути включают ноздри, носовую полость, носоглотку, гортань и длинную трахею. В месте разветвления трахеи на бронхи имеется нижняя гортань, свойственная только птицам. В ней располагаются голосовые связки, которые при прохождении воздуха вибрируют и издают звуки. Разнообразие издаваемых звуков контролируется сокращением специфических певчих мышц. Легкие — плотные губчатые тела, малорастяжимые, с небольшим объемом. Состоят из разветвленных бронхиальных трубок. Главный бронх входит в легкое и дает 15—20 разветвлений (вторичных бронхов), соединенных между собой парабронхами с многочисленными выростами (бронхиолами), оплетенных сетью кровеносных капилляров (происходит газообмен). Часть бронхиальных ответвлений (4—5 бронхов) выходят за пределы легких и образуют тонкостенные расширения — воздушные мешки, расположенные между внутренними органами. По объему они примерно в 10 раз превышают объем легких. Различают парные воздушные мешки (шейные, переднегрудные, заднегрудные и брюшные) и непарные воздушные мешки (межключичные). Выросты воздушных мешков проникают в полости крупных костей. Значение воздушных мешков: охлаждение и облегчение тела, «насосы», накачивающие воздух в плохо растяжимые легкие (газообмен в мешках не происходит). Механизм дыхания грудной. При расширении грудной клетки происходит вдох, при расслаблении грудных мышц и сужении грудной полости — выдох. В отличие от всех наземных позвоночных у птиц путь воздуха в легкие односторонний, при этом происходит насыщение кислородом через легкие как на вдохе, так и на выдохе (так называемое двойное дыхание).

Кровеносная система замкнутая, имеет два круга кровообращения. Сердце четырехкамерное (правая половина содержит венозную кровь, левая — артериальную), поэтому артериальная и венозная кровь разделены полностью, что обеспечивает высокую интенсивность обмена веществ (теплокровные животные). От сердца отходят два самостоятельных сосуда: легочный ствол (несет венозную кровь) и правая дуга аорты (артериальная кровь).

Малый круг кровообращения. От правого желудочка отходит легочный ствол, который при выходе из сердца делится на правую и левую легочные артерии. В легких происходит газообмен, и обогащенная кислородом артериальная кровь по правой и левой легочным венам впадает в левое предсердие.

Большой круг кровообращения. От левого желудочка отходит правая дуга аорты, которая при выходе из сердца делится на два сосуда: правую и левую безымянные артерии, каждая из которых ветвится на общую сонную и подключичную артерии (плечевую и грудную). Правая дуга аорты огибает сердце и формирует спинную аорту. Все органы тела снабжаются артериальной кровью. Венозная кровь от задних частей тела собирается по нижней полой вене и впадает в правое предсердие, предварительно очищаясь через воротную систему печени и почек. Венозная кровь от передней части тела собирается в передние полые вены, которые впадают в правое предсердие. Сердце крупное по сравнению с размерами тела. Большая скорость циркуляции крови по сосудам обеспечивается высокой частотой сердечных сокращений.

Выделительная система представлена тазовыми почками (метанефрос, вторичная почка). Относительный размер почек у птиц большой и находится в прямой связи с очень интенсивным общим обменом веществ. От почек отходят мочеточники, впадающие в клоаку. Конечный продукт обмена — мочевая кислота. Моча проходит через выделительные пути быстро в связи с плохой растворимостью мочевой кислоты, возможностью закупорки мочевыми солями проводящих путей и выводится в виде белых кристаллов вместе с пометом. С этим связано отсутствие у птиц мочевого пузыря. Потеря воды при мочеиспускании у птиц невелика, так как в клоаке происходит обратное всасывание воды.

Половая система. Раздельнополые. Половые железы парные. У самцов семенники бобовидной формы, подвешенные на брыжейке, располагаются над верхней долей почек. Величина семенников меняется по

Экологические группы птиц

Места обитания	Представители	Особенности строения и питания
Птицы леса	Синица, пищуха, королек, поползень	Тонкий крепкий клюв. Цепкие и острые коготки, длинные пальцы. Жесткие перья хвоста. Перелетные
	Большой пестрый дятел	Долотовидный клюв, длинный, тонкий и жесткий язык. Длинные, цепкие пальцы (два направлены вперед, а два назад). Перья хвоста жесткие и упругие. Питается личинками насекомых, зимой — семенами хвойных растений. Оседлые
	Рябчик, тетерев, глухарь, фазан, куропатка	Много времени проводят на земле. Чешуйчатая бахрома (у рябчика), перья (у куропаток) помогают держаться на снегу, не проваливаясь. Сильные ноги, вооруженные крупными когтями; три пальца помогают разгребать лесную подстилку. Сильный, загнутый вниз клюв помогает скусывать почки, ягоды, молодые побеги растений. Крылья короткие и широкие
	Клест	Клюв, похожий на кривые ножницы, предназначен для вылущивания семян из шишек хвойных деревьев
Птицы открытых воздушных пространств	Ласточка, стриж, козодой	Длинные, узкие крылья, выемчатый хвост — руль при полете. Клюв небольшой, большая ротовая воронка из щетинковидных перьев в углах рта. Ноги короткие, плотно прижаты к телу при полете. Питаются в воздухе насекомыми. Перелетные

Окончание

Места обитания	Представители	Особенности строения и питания
Птицы степей и пустынь	Дрофа, африканский страус, стрепет, журавль	Всеядные. Окраска покровительственная, гнездятся на земле. Слабо развита копчиковая железа. Огромная лапа нелетающего африканского страуса имеет только два пальца. Длинные ноги, шея и клюв. Перелетные (отряд Журавлеобразные)
Птицы открытых участков водоемов	Утка, гусь, лебедь, кваква, чомга	Хорошо плавают, многие ныряют. Тело уплощенное, ноги сдвинуты далеко назад, с перепонками на пальцах. Оперение густое, хорошо развита копчиковая железа. Клюв уплощенный, с роговыми зубчиками по краям. Перелетные
Птицы побережий, водоемов и болот	Аист, цапля, кулик, выпь	Длинные тонкие ноги (очень длинные пальцы и небольшие перепонки) и шея, длинный клюв (сжат с боков). Питаются лягушками, рыбой, моллюсками, червями, насекомыми. Гнездятся на берегу, недалеко от воды, некоторые устраивают гнезда на деревьях. Перелетные
Морские птицы	Чайка, кайра, водорез, тупик, баклан	Образуют птичьи базары на обрывистых утесах, питаются рыбой. Клюв-щипцы или клюв-гарпун для ловли рыбы с воздуха и под водой. Оседлые
Хищные птицы	Орел, сокол, гриф, ястреб, коршун, сова	Хищники. Отличное зрение, мощные крылья, острые загнутые когти и крючковатый клюв. Многие хищные птицы могут долго парить, используя теплые потоки восходящего воздуха. Оседлые

временам года. К периоду размножения объем семенников увеличивается в 1500 раз. К внутренним краям семенников присоединяются слабовыраженные придатки, от которых отходят семяпроводы, расположенные параллельно мочеточникам и впадающие в клоаку. У некоторых видов семяпроводы перед впадением в клоаку образуют расширение — семенные пузырьки (резервуар семени). Совокупительного органа нет. Оплодотворение внутреннее (в верхних отделах яйцевода), путем сближения отверстий клоак самки и самца. У самок половая система состоит из левого яичника и левого яйцевода, открывающегося в клоаку. Причина редукции правой половины, видимо, связана с откладыванием относительно крупных яиц с жесткой скорлупой. Яичник зернистый, неправильной формы, располагается впереди от левой почки. Величина его различна в зависимости от зрелости (размеров) формирующихся яиц. Яйцевод имеет вид длинной трубки, один конец которой открывается в клоаку, а другой воронкой в полость тела. Начальный отдел яйцевода богат железами, выделяющими белок, который покрывает проходящее яйцо толстым слоем. В следующем отделе яйцо покрывается подскорлуповыми оболочками. В матке образуется известковая скорлупа яйца и окрашивание надскорлуповой оболочки. Последний отдел яйцевода (влагалище) короткий и обладает значительной мускулатурой, из него яйцо выходит в клоаку и далее наружу. Весь период прохождения яйца по яйцеводу составляет у голубя 41 час.

Развитие прямое. Самка голубя откладывает два яйца в гнездо. По типу развития голуби относятся к птенцовым (гнездовым) птицам. Развитие зародыша начинается в результате согревания яйца (насиживания 16—19 суток). По мере развития появляется перьевой покров, клюв, а хвост исчезает. Перед вылуплением птенец клювом прорывает внутренние оболочки яйца и дышит легкими в воздушной камере. Затем бугорком на клюве птенец пробивает скорлупу яйца и выходит из нее. Вылупившиеся птенцы голые, слепые и требуют длительной заботы родителей. О птенцах заботятся оба родителя, которые сначала выкармливают их «зобным молоком», а потом отрыгивают им частично переваренную пищу. На питание зерном переходят уже полностью оперившиеся птенцы, покидающие гнезда.

Сезонные явления в жизни птиц. Всех птиц можно разделить на перелетных, кочующих и оседлых. К перелетным птицам (утки, гуси, ласточки) относятся виды, которые мигрируют на значительные расстояния от мест гнездовий. Кочующие птицы (дятлы, синицы, снегири) не совершают регулярных перелетов в строго определенных направлениях, зимуют недалеко от мест гнездования. Оседлые птицы (сизый голубь, воробьи, галки) мигрируют в пределах того же района, где и размножаются.

Экология птиц. Птицы приспособлены к различным средам обитания, чем обусловлено возникновение среди них экологических групп. Каждая

Яйцевые и зародышевые оболочки птичьего яйца

Структурные элементы	Строение, состав	Функции (значение для зародыша)
	Яйцевые оболочки	
Скорлупа	Плотная известковая пористая оболочка	Защитная — от механических повреждений и проникновения бактерий. Обеспечение газообмена
Подскорлуповые оболочки	Образованы сетью органических волокон. Пространства между волокнами заполнены воздухом	Обеспечение газообмена
Воздушная камера	В процессе газообмена яйцо теряет воду. Испарившаяся вода замещается газом, который образует воздушную камеру. Камера переходит в пространство между волокнами подскорлуповых оболочек	Обеспечение газообмена (на определенном этапе птенец прокалывает внутреннюю подскорлуповую оболочку и начинает дышать воздухом из камеры)
Белок	Состоит на 87 % из воды, на 13 % из протеина и других веществ	Защитная — от механических повреждений. Источник получения воды
Желток (собственно яйцо)	Состоит на 50 % из воды, 23 % — жира, 16 % — протеинов, 11 % — липоидов	Запасающая — питательных веществ, воды. Материал для формирования эмбриона
Халазы (канатики)	Состоят из плотного белка	Обеспечение положения зародышевого диска (амортизаторы)
	Эмбриональные оболочки	
Амнион	Оболочка, окружающая эмбрион. Между эмбрионом и амниотической оболочкой — амниотическая жидкость, в которой находится развивающийся зародыш	Защитная
Аллантоис	Вырост задней кишки, в которую поступают продукты обмена веществ. Постепенно увеличивается и прилегает к скорлупе. В ней развиваются кровеносные сосуды	Обеспечение газообмена
Серозная оболочка (хорион)	Наружная зародышевая оболочка	Трофическая

Типы развития птенцов

Выводковые	Птенцовые
Характерные особенности	
Покрыты пухом; зрячие; способны передвигаться (через несколько часов после рождения следуют за родителями); способны самостоятельно кормиться; величина кладки определяется возможностью насиживания кладки	Голые или почти голые; слепые; не способны передвигаться; не способны самостоятельно кормиться; величина кладки определяется возможностью выкормить птенцов
Представители	
Страусы, курообразные, гусеобразные, дрофы, кулики	Воробьинообразные, дятлообразные, голубеобразные, стрижеобразные и др.

группа привязана к своим местам обитания, использует свойственные им корма и имеет определенные приспособления к их добыванию.

Современные птицы относятся к трем надотрядам:

1. *Бескилевые, или страусовые, птицы* (африканский, южноамериканский и австралийский страусы, киви). Не способны к полету, имеют слаборазвитые крылья; передвигаются исключительно по земле (бегом, шагом) за счет длинных и мощных задних конечностей; число пальцев на ногах (кроме киви) сокращено до двух-трех, что связано с быстротой передвижения; грудина мала и лишена киля; пневматичность костей развита слабо; копчиковая железа отсутствует.
2. *Пингвины* (императорский, королевский пингвины и др.). Передние конечности превращены в ласты, задние конечности имеют перепонки между пальцами; имеют хорошо развитый киль, хорошо плавают и ныряют; неполное сращение дистальных костей в цевку. Ноги отнесены далеко назад, что обуславливает вертикальное положение тела при хождении по суше, опираясь на короткий и жесткий хвост. Распространены в Южном полушарии. Моногамны, у большинства видов пары сохраняются на всю жизнь; при гнездовании образуют большие колонии. У многих видов на брюхе имеется кожистая складка (сумка) для насиживания яйца.
3. *Килевые птицы* включают большинство (около 15 тыс. видов) современных птиц — см. строение сизого голубя.

Особенности приспособления птиц к полету: превращение передних конечностей в *крылья*; обтекаемое тело, покрытое *перьями*; формирование грудины в виде *киля*, с мощной мускулатурой, управляющей крыльями; *двойное дыхание*, обеспечивающее интенсивный метаболизм; *облегченный скелет* (полые кости); *уменьшение массы тела* благодаря отсутствию мочевого пузыря, одного яичника, зубов, прямой кишки; наличие *высокой остроты зрения* и прогрессивное развитие головного мозга, в частности мозжечка.

Класс Млекопитающие (звери)

Основные ароморфозы:

1. Прогрессивное развитие нервной системы — коры больших полушарий головного мозга — центра высшей нервной деятельности.
2. Развитие плода в теле матери. Живорождение.
3. Вскармливание детеныша молоком.
4. Полное разделение кругов кровообращения, четырехкамерное сердце, левая дуга аорты, безъядерные эритроциты.
5. Совершенство терморегуляции.
6. Волосяной покров.
7. Возникновение альвеолярных легких.
8. Дифференцировка зубной системы.
9. Перемещение конечностей под туловище.
10. Усложнение строения органов чувств.
11. Распространение повсеместно, развитие различных приспособлений к разнообразным условиям существования.

Млекопитающие — высший класс наземных позвоночных животных. В настоящее время известно около 5 тыс. видов.

Представитель *Плацентарных* животных, *отряд Хищные, семейство Псовые — домашняя собака.*

Строение домашней собаки. Тело гибкое, подвижное, состоит из головы, туловища, двух пар конечностей и хвоста. Передние и задние конечности с невтянутыми когтями располагаются под туловищем. При движении собака опирается только на пальцы (пальцехождение), что обеспечивает быстрое движение. На голове развиты ушные раковины (наружное ухо) для определения направления источника звука. На конце морды находятся парные ноздри, ведущие в носовую полость. Глаза защищены двумя подвижными веками с ресницами. Во внутреннем углу глаза располагается рудиментарная мигательная перепонка. Рот окружен губами. Имеются органы осязания — чувствительные крупные жесткие волосы (вибриссы).

Покров. Кожа состоит из двух слоев: многослойного *эпителия*, производными которого являются волосы, когти, и соединительнотканного слоя *(дермы)*, который содержит кровеносные и лимфатические сосуды, нервы, железы, рецепторы. Волосяной покров состоит из шерсти (ости) и подшерстка, который периодически линяет. Потовых желез в коже почти нет, при перегреве тело охлаждается в основном за счет испарения влаги с поверхности языка и верхних дыхательных путей. Имеются сальные и пахучие железы. Пахучий секрет содержит вещества феромоны,

Классификация млекопитающих

Подклассы, количество видов	Развитие зародыша	Строение млечных желез	Зубная система
Первозвери, отряд яйцекладущие (однопроходные), три вида	Вне организма матери (откладывают яйца)	Протоки на млечном поле, сосков нет	Зубов нет
Настоящие звери: — класс Низшие звери (отряд сумчатые), 270 видов	В матке, но плацента не образуется	Открываются протоками на сосках, расположенных в сумке	Зубы одной генерации, без смены молочных на постоянные
— класс Высшие звери, или Плацентарные (17 отрядов), около 5 тыс. видов	В матке, с образованием плаценты	Открываются на сосках, расположенных на брюшной стороне	Гетеродонтная, со сменой молочных на постоянные, все зубы находятся в специальных ячейках (альвеолах)

которые воспринимаются на больших расстояниях как индивидуальные «метки» для выработки форм поведения. Молочные железы — это видоизмененные потовые железы с сосками.

Скелет (рис. 135) костный, прочный, массивный; состоит из осевого скелета (позвоночник), скелета головы (череп) и скелета конечностей. Позвоночник включает пять отделов:

1. *Шейный* состоит из семи позвонков, подвижность головы обеспечивается строением первых двух позвонков — атланта и эпистрофея.
2. *Грудной* состоит из 12 позвонков, которые несут ребра и, соединяясь с грудиной, образуют грудную клетку.
3. *Поясничный* состоит из шести позвонков, которые несут рудиментарные ребра и соединены подвижно.
4. *Крестцовый* (крестец) образован сросшимися тремя-четырьмя позвонками.
5. *Хвостовой* — число позвонков различно и зависит от длины хвоста.

Череп массивный, кости соединяются швами, число отдельных костей невелико, мозговой отдел преобладает над лицевым. Большую часть лицевого отдела занимает носовая полость с носовыми раковинами. Верхние дыхательные пути отделены от ротовой полости твердым нёбом. Нижняя челюсть прочная, состоит из одной кости. Зубы имеют корни и располагаются в ячейках на челюстях. Всего 42 зуба, различные по форме и функциям (резцы, клыки, коренные), происходит смена молочных на постоянные.

Скелет конечностей (рис. 136) состоит из поясов и скелета свободных конечностей. Пояс передних конечностей представлен лопатками, которые с помощью мышц крепятся к ребрам и позвоночнику. Ключицы не развиты, так как движения конечностей осуществляются только в одном направлении. Тазовый пояс состоит из двух костей, которые образовались в результате слияния седалищной, лобковой и подвздошной костей. Скелет свободных конечностей построен по общему плану для наземных животных. Передние лапы — плечевая кость (плечо), локтевая и лучевая кости (предплечье), кости запястья, пясти и фаланги пальцев (кисть). Задние лапы — бедренная кость (бедро), большая и малая берцовые кости, на коленном суставе чашечка (голень), кости предплюсны, плюсны и фаланги пальцев (стопа). Пальцехождение.

Мышечная система сильно развита и дифференцирована в зависимости от выполняемой функции. Выделяют следующие группы мышц:

жевательные мышцы (движение нижней челюсти); шейные (поддержание головы в вертикальном положении и ее движение); мышцы грудной клетки. Куполообразная диафрагма, которая

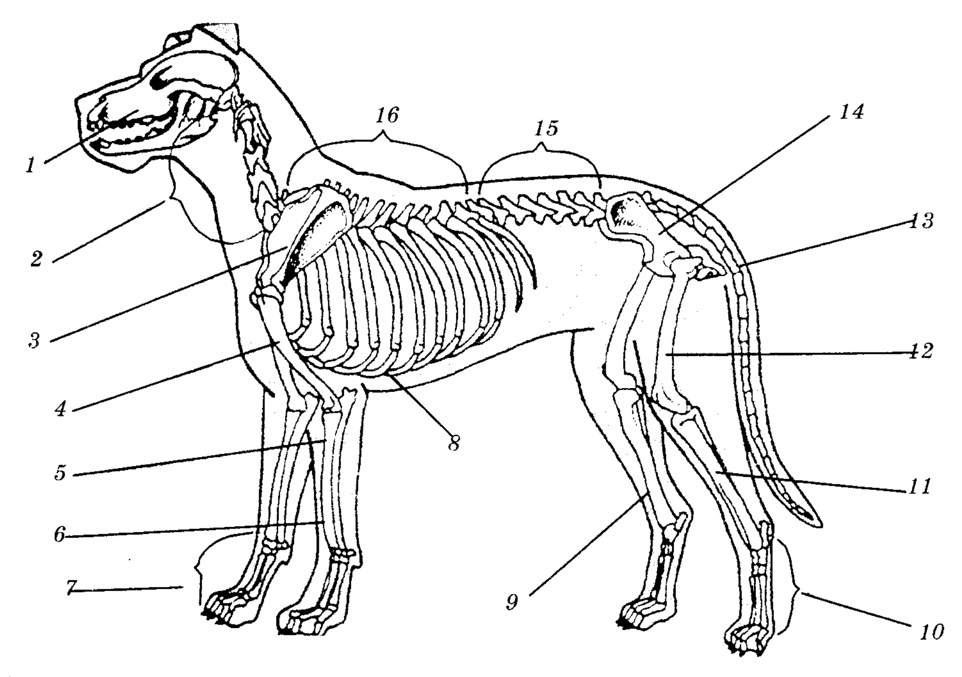


Рис. 135. Строение скелета млекопитающего (собаки): *1* — череп; *2* — шейные позвонки; *3* — лопатка; *4* — плечевая кость; *5* — лучевая кость; *6* — локтевая кость; *7* — кости кисти с костями пальцев; *8* — ребра; *9* — большая берцовая кость; *10* — кости стопы с костями пальцев; *11* — малая берцовая кость; *12* — бедренная кость; *13* — хвостовые позвонки; *14* — тазовые кости; *15* — поясничные позвонки; *16* — грудные позвонки

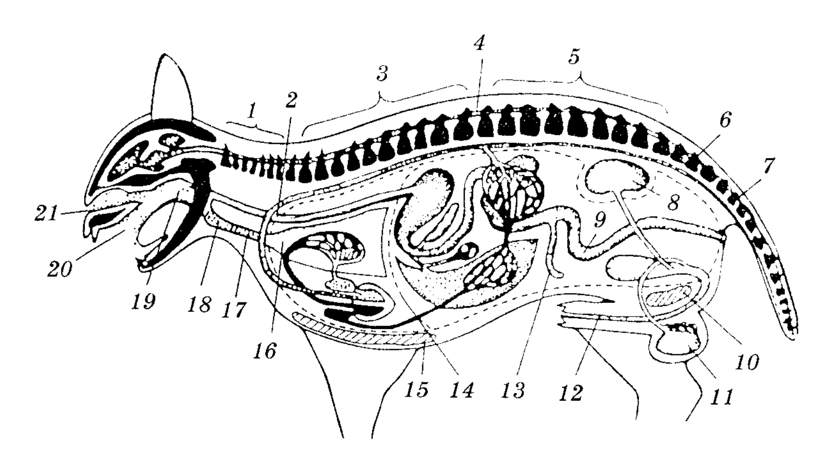


Рис. 136. Схема строения млекопитающего (самец): *1* — шейные позвонки; *2* — пищевод; *3* — грудные позвонки; *4* — спинной мозг; *5* — поясничные позвонки; *6* — крестцовые позвонки; *7* — хвостовые позвонки; *8* — вторичная почка; *9* — задняя кишка; *10* — передняя часть таза; *11* — семенник; *12* — пенис; *13* — слепая кишка; *14* — диафрагма; *15* — грудина; *16* — легкое ; *17* — трахея; *18* — гортань; *19* — глотка; *20* — ротовая полость; *21* — ноздря

отграничивает брюшную полость от грудной (участие в акте дыхания); брюшная стенка (прямые и косые мышцы живота); поясничные (сгибание позвоночника); мышцы конечностей (поддержание позы и движения). Развит сплошной слой подкожной мускулатуры, который принимает участие в образовании губ и щек, приводит в движение участки кожи на голове и теле для выражения эмоционального состояния, участвует в терморегуляции (поднимая и опуская волосы).

Нервная система достигает исключительного развития и сложности, состоит из центральной (головной и спинной мозг) и периферической (нервы). Головной мозг представлен пятью отделами:

1. *Передний мозг* состоит из больших полушарий, которые прикрывают промежуточный и часть среднего мозга. Полушария покрыты серым мозговым веществом, образующим мозговую кору (неопаллиум), которая обеспечивает высшую нервную деятельность (память, обучение, сложные формы поведения). Поверхность коры образует борозды и извилины, увеличивающие ее площадь. В кору поступает информация от всех органов чувств.
2. *Промежуточный мозг* включает зрительные бугры, через которые проходит зрительный тракт; на ножке располагается эпифиз.
3. *Средний мозг* включает две пары бугров (четверохолмие): передние бугры отвечают за первичную обработку зрительной, а задние — слуховой информации.

4. *Мозжечок* больших размеров, содержит извилины, состоит из срединного червячка и парных полушарий с боковыми придатками. Отвечает за координацию движений и поддержание равновесия.
5. *Продолговатый мозг* содержит центры регуляции функций внутренних органов (дыхание, пищеварение, кровообращение) и мышечного тонуса. Осуществляет связь между спинным и головным отделами мозга.

От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов.

Органы чувств. Хорошо развиты обоняние, осязание и слух. *Орган обоняния* представлен системой раковин, покрытых обонятельными рецепторами, которые располагаются в задней части носовой полости. У сумчатых, грызунов, копытных имеется якобсонов (вомероназальный) орган. *Орган осязания* — чувствительные клетки внутренних органов, кожи (осязательные, температурные, болевые), а также вибриссы (на голове в виде усов и бровей), реагирующие на прикосновение и колебания воздуха. *Орган слуха и равновесия.* Наружное ухо появляется впервые и представлено ушной раковиной (для определения направления звука) и наружным слуховым проходом, отделенным от среднего уха барабанной перепонкой. Среднее ухо содержит три слуховые косточки — молоточек, наковальню и стремечко, которые передают звуковые колебания от барабанной перепонки во внутреннее ухо. Внутреннее ухо представлено спирально закрученной улиткой, содержащей слуховые рецепторные клетки, воспринимающие звук (кортиев орган), и вестибулярным аппаратом (три полукружных канала) — органом равновесия. *Орган зрения* имеет такое же строение, как глаз всех наземных позвоночных. Хрусталик двояковыпуклый, аккомодация за счет изменения формы хрусталика под действием ресничной мышцы. Имеются подвижные веки с ресницами, во внутреннем углу глаза — рудиментарная мигательная перепонка. *Орган вкуса* представлен вкусовыми луковицами, которые располагаются на сосочках языка.

Пищеварительная система характеризуется удлинением пищеварительного тракта, его дифференцировкой и развитием пищеварительных желез. Рот окружен губами (захват пищи). Зубы расположены в ячейках и дифференцированы на резцы, клыки, предкоренные и коренные (гетеродонтная зубная система). Клыки крупные, служат для удержания добычи, для разгрызания используется «хищный» зуб (четвертый предкоренной зуб верхней челюсти и первые коренные нижней). Происходит смена молочных зубов на постоянные. Язык большой, мускулистый, с вкусовыми сосочками. В ротовой полости имеются мелкие железы и впадают протоки крупных слюнных желез (подъязычной, заднеязычной, подчелюстной и околоушной). Из ротоглоточной полости по пищеводу пища попадает в желудок, где накапливается и переваривается. Далее пища попадает в кишечник, где в двенадцатиперстную кишку впадают протоки печени и поджелудочной железы. На границе тонкого и толстого отделов кишечника находится слепая кишка. Толстая кишка заканчивается анальным отверстием.

Дыхательная система представлена воздухоносными путями: парными ноздрями, открывающимися в носовую полость (преддверие, дыхательный и обонятельный отделы), гортанью (из хрящей с голосовыми связками), трахеей (из хрящевых полуколец), которая делится на два бронха. В легких бронхи образуют бронхиальное дерево, заканчивающееся полостью альвеол (легочными пузырьками), стенки которых оплетены сетью кровеносных капилляров. Дыхательные движения осуществляются при помощи мышц грудной клетки и диафрагмы. Дыхание частое, не глубокое, теплоотдача за счет охлаждения поверхности верхних дыхательных путей, ротовой полости и языка.

Кровеносная система замкнутая, имеет два круга кровообращения. Сердце четырехкамерное, крупнее, чем у других позвоночных; имеет собственное кровоснабжение и иннервацию. Число сокращений сердца 120 ударов в минуту. От сердца отходят два самостоятельных сосуда — левая дуга аорты и легочный ствол.

Сравнительная характеристика отрядов млекопитающих

Отряды	Характерные признаки и особенности строения	Представители
Яйцекладущие, или Однопроходные (клоачные) (3 вида)	Единственные современные представители первозверей. Живут в Австралии и на островах. Имеется клоака. Млечные железы имеют трубчатое строение; каждая трубочка открывается отдельным отверстием на брюшной стороне тела, сосков нет. Молоко выделяется на млечном поле, расположенном на животе, и детеныш засасывает его с шерсти. У самок функционирует только левый яичник. Размножаются откладыванием яиц. Яйцо после оплодотворения (16—27 суток) находится в половых путях и откладывается уже с развившимся зародышем. Самка засовывает яйцо в сумку на брюхе и носит его, согревая своим теплом, 10 дней. Из яиц вылупляются голые, слепые детеныши. В плечевом поясе есть характерные для рептилий кости: коракоид и надгрудник	2 семейства: ехидны и утконосы. Ехидна, проехидна, утконос
Сумчатые (270 видов)	Распространены в Австралии и Америке, но раньше жили на всех континентах. Плацента не образуется или развита слабо. Детеныши рождаются недоношенными и после рождения вынашиваются в сумке матери на животе. На внутренней стороне сумки находятся млечные железы с сосками. Самка впрыскивает молоко в рот детенышу за счет сокращения особых мышц. Подросшие детеныши вылезают из сумки.	9 семейств. Опоссум, кенгуру, коала (сумчатый медведь), сумчатый волк, сумчатый крот, вомбат, сумчатый дьявол и др.

Продолжение

Отряды	Характерные признаки и особенности строения	Представители
	У детенышей пищеварительная и дыхательная системы разобщены, поэтому они длительное время могут не отрывать рот от соска («повисая» на нем). Зубы изменчивы по числу и строению, в зависимости от характера питания. Двойная матка и влагалище. Беременность непродолжительна (у опоссума 8—14 дней, у кенгуру 30—40 дней)	
Насекомоядные (около 370 видов)	Распространены широко, кроме Австралии и Антарктиды. Наземные, подземные, водные и древесные формы. Мелкие размеры (3,5—45 см). Температура тела не всегда постоянная, при необходимости они могут ее понижать. Волосяной покров короткий, мягкий, или тело покрыто колючками. Передний мозг небольшой, почти без извилин. Сильно развиты обонятельные доли. Черепная коробка мала. Зрение слабое. Зубы мало различаются по форме, остробугорчатые. Стопоходящие конечности	Крот, еж, землеройка, выхухоль, африканский прыгунчик, тенрек и др.
Рукокрылые (850 видов)	Крылатые млекопитающие распространены повсеместно, кроме Антарктиды, Крайнего Севера. Между длинными тонкими костями передних и задних конечностей, боками тела и хвостом натянута тонкая кожистая перепонка. Волосяной покров густой, одноярусный; кожная перепонка покрыта редкими волосками. Первый палец передних конечностей остается свободным, короткий, имеет коготь. Задние конечности развернуты коленными суставами в стороны. Скелет легкий и прочный, кости черепа срослись. Грудина имеет киль, к которому прикрепляется сильно развитая грудная мускулатура. Голова с широкой ротовой щелью, маленькими глазами и крупными, сложно устроенными ушными раковинами. Передний мозг небольшой, обонятельные доли велики. Хорошо развиты слух, осязание. Способны к эхолокации. Зубы мелкие, всех родов; верхние резцы иногда редуцируются. Зимой в умеренном климате погружаются в спячку	2 подотряда: крыланы (1 семейство) и летучие мыши (16 семейств). Летучие мыши, вампиры, ушан, калонг (летучая собака), кожаны и др.

Продолжение

Отряды	Характерные признаки и особенности строения	Представители
Грызуны (1600 видов)	Распространены почти по всему земному шару. Наземные, древесные, полуводные и водные грызуны. Мелких и средних размеров. Клыки отсутствуют, на их месте образуется пространство - диастема. Хорошо развиты резцы (по два на верхней и нижней челюстях), растут на протяжении всей жизни животного. Наружная поверхность резцов образована твердой эмалью, а остальная часть — более рыхлым дентином, благодаря чему резцы самозатачиваются и всегда остаются острыми. Длинный пищеварительный тракт, большая слепая кишка. Полушария головного мозга гладкие	32 семейства. Мышовки, мыши, крысы, белки, суслики, дикобразы, хомяки, бобры, ондатры, тушканчики, нутрии и др.
Зайцеобразные (около 65 видов)	Распространены в Европе, Азии, Америке. Кролики были завезены в Австралию. У зайцевых задние ноги развиты лучше передних; передвигаются прыжками. Длинные уши, короткий хвост. Пищуховые — мелкие, коротконогие и короткоухие животные. Живут в норах. Растительноядные. В верхней челюсти позади двух крупных верхних резцов находятся два небольших резца. В нижней челюсти — только два длинных средних резца. Клыков нет, между резцами и коренными зубами имеется большой промежуток — диастема. Все зубы растут непрерывно в течение всей жизни животного. Желудок состоит из двух отделов. Кишечник очень длинный, со слепой кишкой, в которой развиваются симбиотические бактерии, расщепляющие целлюлозу. Вторичное переваривание пищи при поедании своего кала. Высокая плодовитость	2 семейства: зайцы и пищухи. Заяц-беляк, заяц-русак, кролики, пищухи и др.
Хищные (около 235 видов)	Распространены повсеместно, кроме Австралии и Антарктиды. Ведут наземный или полуводный образ жизни. Хищники, питаются животной пищей, но могут и растительным кормом. Формы тела разнообразны, густой волосяной покров. В зубной системе хорошо развиты клыки и слабо резцы; имеется «хищный зуб» (четвертый верхний предкоренной и первый нижний коренной нижней челюсти).	7 семейств. Волки, лисы, гиены, шакалы, медведи, собаки, львы, тигры, леопарды, кошки, рыси, песцы, куницы, горностаи, еноты, соболи и др.

Продолжение

Отряды	Характерные признаки и особенности строения	Представители
	Мощная жевательная мускулатура. Ключица отсутствует или рудиментарна (за исключением медвежьих). У многих представителей передние конечности пятипалые, а задние четырехпалые (первый палец редуцирован). Большинство — фалангоходящие (медвежьи — стопоходящие). Когти втягивающиеся (за исключением гепарда). Имеются специфические железы — анальные и на подушечках лап. У некоторых видов есть «фиалковая» железа — на верхней стороне основания хвоста. Большие полушария головного мозга с извилинами. Сложное поведение животных. Кишечник короткий. Матка двойная или двурогая. Детеныши рождаются слепые, с закрытыми ушными отверстиями, не способные к самостоятельному передвижению, их развитие происходит медленно	
Ластоногие (31 вид)	Водный образ жизни. На берег выходят для размножения, отдыха и линьки, во время которых живут стадами. Обтекаемая форма тела, округлая голова, ушных раковин нет или имеются их зачатки; шерсть короткая, жесткая. Ноздри щелевидные, могут замыкаться во время ныряния. Конечности превращены в ласты, выступающие за пределы туловища. Передние конечности начинаются с середины предплечья (у тюленевых остается свободной только кисть). Кисть одета общим кожным покровом, пальцы снаружи не видны. Задние конечности свободны с нижней трети голени или с предплюсны. На задних ластах видны пальцы, соединенные между собой плавательной кожной перепонкой. Ключицы нет. Хищные животные. Зубы дифференцированы на клыки, резцы и коренные зубы. Желудок простой, содержит камни для перетирания пищи. Высокая концентрация гемоглобина в крови и миоглобина в мышцах. Мощная подкожная жировая клетчатка образует терморегулирующий слой. Температура тела 36,5—37,7 °С. Хорошо развиты передний мозг, а также	3 семейства: ушастые тюлени, настоящие тюлени и моржи. Морские львы, сивучи, котики, тюлени, нерпы и др.

Продолжение

Отряды	Характерные признаки и особенности строения	Представители
	слух и обоняние. Некоторые виды способны к гидролокации. Зрение развито слабо (на суше). Хрусталик сферический. Беременность длится 11—12 месяцев. Лактация — от нескольких недель до года. Детеныши рождаются на льду или берегу. Самки имеют две пары сосков для вскармливания детенышей молоком	
Китообразные (около 80 видов)	Водный образ жизни. Торпедообразное тело. Передние конечности преобразованы в ласты, задние отсутствуют. Пальцев 4 или 5, ключица отсутствует. Развит спинной и горизонтальный хвостовой плавники (не имеют позвонков, состоят из мускулов, соединительной ткани и жира). Волосы у большинства видов сохранились около рта (воспринимают колебания окружающей среды). Кожа голая, кожные железы (за исключением молочных) отсутствуют. Толстый слой подкожной жировой клетчатки обеспечивает сохранение постоянства температуры тела в воде (35—40 °С). Млечные железы расположены по бокам тела, соски — в карманах. Ушная раковина редуцирована, наружный слуховой проход открывается отверстием позади глаза. Имеются органы эхолокации, способные улавливать ультразвуковые колебания. Веки неразвиты, слезные железы редуцированы. Роговица и склера глаза достигают значительной толщины. Конъюнктивальные железы век выделяют секрет, защищающий глаз от механического и химического воздействия воды (у других млекопитающих не встречается). Ноздри (парные у усатых китов, непарные у зубатых китов) находятся на внешней стороне головы. Имеются клапаны, запирающие отверстия ноздрей при нырянии. Носовые ходы короткие, проходят вертикально. Трахея и бронхи укорочены, что способствует сокращению акта дыхания. Легкие однодольчатые, с увеличенным количеством альвеол и с сильно развитой гладкой мускулатурой. Слюнные железы редуцированы. Желудок сложный, состоит из трех — пяти отделов. Кишечник удлинен. Зубы однородные, у усатых китов заменены «китовым усом», образующим цедильный аппарат	2 подотряда: усатые и зубатые киты. Южный, синий, гренландский, настоящий и горбатый киты, дельфины, кашалоты, косатки, белухи, нарвалы и др.

Продолжение

Отряды	Характерные признаки и особенности строения	Представители
Парнокопытные (около 150 видов)	Пальцы покрыты роговыми копытами. Приспособлены к быстрому передвижению. Развиты только два пальца: третий и четвертый. Второй и пятый пальцы сохранились в виде рудиментов, первый палец отсутствует. Ключицы нет	Свиньи, пекари, бегемоты и др.
— подотряд нежвачные	Туловище массивное, неуклюжее. Рогов нет. Кожа голая или покрыта щетиной. Второй и пятый пальцы развиты лучше; при ходьбе касаются земли. В зубной системе хорошо развиты зубы всех типов, клыки выдаются из ротовой полости. Желудок двух- и трехкамерный, нежвачный. Беременность длится 4—6 месяцев	
— подотряд жвачные	Тело стройное, на высоких длинных конечностях. Имеется пара рогов или ежегодно сменяющихся, или постоянных. Рога бычьих покрыты несменяемыми в течение всей жизни полыми роговыми чехлами. Рога оленьих покрыты кожей с волосами, которая затем высыхает и сбрасывается; рога ежегодно сбрасываются. Имеется волосяной покров, иногда густой. Второй и пятый пальцы сдвинуты назад и при ходьбе обычно не касаются земли. Пястные и плюсневые кости сливаются, образуя столбчатую кость, являющуюся опорой при быстром беге. Зубная система неполная. В верхней челюсти отсутствуют резцы, а у большинства и клыки. Клыки нижней челюсти имеют такую же форму, как и резцы, и служат для откусывания травы. Коренные зубы со складчатой поверхностью, приспособлены для перетирания растительной пищи. Желудок жвачный, состоит из четырех отделов: рубец, сетка, книжка, сычуг. Микроорганизмы, усваивающие целлюлозу, размножаются в желудке, а не в слепой кишке, поэтому жвачные отрыгивают содержимое желудка и не поедают свой кал. Кишечник длинный, хорошо развита слепая кишка. Беременность длится 6—9 месяцев	В состав подотряда входят несколько семейств, среди них семейства полорогие (быки, козлы, бараны, яки, зубры, бизоны, антилопы), плотнорогие (олени, лоси, косули, лани, северный олень) и жирафы
Непарнокопытные (около 16 видов)	Крупные животные. Телосложение либо легкое и стройное, с длинными конечностями (лошадь), либо тяжелое, с толстыми короткими конечностями (носорог). Волосяной покров короткий и грубый, иногда полностью редуцирован. У лошади имеется грива вдоль шеи и длинноволосый хвост, у осла и зебры — короткая	3 семейства: тапиры, носороги и лошади. Лошади, зебры, тапиры, носороги, ослы, куланы и др.

Продолжение

Отряды	Характерные признаки и особенности строения	Представители
	кисточка волос на длинном хвосте. Число пальцев различно, но для всех характерно сильное развитие третьего пальца, через который проходит ось ноги. Концы пальцев защищены роговыми копытами. Ключицы нет. Зубная система неполная, резцы крупные, клыки отсутствуют, коренные зубы с плоской ребристой поверхностью. Желудок однокамерный, слепая кишка объемная.	
Хоботные (два вида)	Наибольшие размеры тела среди всех млекопитающих. Длина тела 5—7 м, высота в плечах 3—4 м, масса 4—5 т. Тело массивное, шея короткая, голова огромная, с большими ушами и длинным хоботом, на конце которого расположены ноздри. Хобот образован сросшимся носом и верхней губой и разделен по всей длине продольной перегородкой. Конечности высокие, колоннообразные, пятипалые. На передних конечностях пять (иногда четыре) копыта, на задних — три или четыре. Ходит опираясь на упругую подушку, расположенную под кистью и под стопой. Два резца верхней челюсти видоизменены в мощные бивни, растущие в течение всей жизни. В каждой половине челюсти имеется один огромный коренной зуб со сложной поверхностью, служащий для перетирания грубой растительной пищи. По мере изнашивания зубы заменяются новыми. Крупные выросты на костях черепа для прикрепления мощных мышц, но объем мозговой части черепа по сравнению со всем телом невелик. Абсолютная масса мозга — наибольшая среди наземных млекопитающих (свыше 5 кг), однако она составляет не более $^{1}/_{500}$ массы тела. Полушария переднего мозга невелики и не закрывают мозжечка. Хорошо развиты слух и обоняние, но зрение относительно слабое. Ключица отсутствует. Беременность длится 20—22 месяца, лактация — около 2 лет. Одна пара сосков между передними ногами. Самка приносит одного, реже двух детенышей	Индийский и африканский слоны

Окончание

Отряды	Характерные признаки и особенности строения	Представители
Приматы (более 200 видов)	Стопохождение. Конечности — пятипалые, первый палец противопоставлен остальным, обеспечивая хватательную функцию конечностей. Имеется волосяной покров. Вместо когтей развиваются ногти. У высших приматов на поверхностях ладоней и подошв формируется система кожных гребешков, выполняющих функцию осязания, на которых формируется папиллярный узор («отпечатки пальцев»). Различают хвостатых и бесхвостых (человекообразных обезьян). Человекообразные обезьяны отличаются сложным поведением и рассудочной деятельностью; общаются при помощи жестов, мимики и знаков. Большие размеры головного мозга, большое число борозд и извилин коры. Глаза направлены вперед, что обеспечивает стереоскопическое зрение. Хорошо различают форму и цвет. Желудок простой, растительноядные. Детеныш рождается чаще всего один, зрячий, но не умеющий самостоятельно двигаться. Забота о потомстве. Две млечные железы расположены на груди	Тупаи, лемуры, мартышки, павианы, макаки, шимпанзе, гориллы, орангутанги и др.

Малый круг кровообращения. От правого желудочка отходит легочный ствол, который несет венозную кровь и при выходе из сердца делится на правую и левую легочные артерии. После окисления в легких артериальная кровь собирается по легочным венам, которые впадают в левое предсердие.

Большой круг кровообращения. От левого желудочка отходит левая дуга аорты, которая несет артериальную кровь и при выходе из сердца разделяется на три сосуда: правую безымянную (от нее отходят правая подключичная и правая сонная артерии), левую сонную и левую подключичную артерии. Левая дуга переходит в спинную аорту, которая несет кровь к внутренним органам. От передней части тела венозная кровь собирается по яремным и подключичным венам в переднюю полую вену, которая впадает в правое предсердие. От задней части тела венозная кровь собирается по нижней полой вене, в которую впадают непарные вены.

Особенностью млекопитающих является отсутствие воротной системы почек. Имеется развитая система капилляров, поэтому обмен веществ в организме происходит более интенсивно. Эритроциты мелкие, многочисленные, безъядерные, имеют двояковогнутую форму, что способствует активному переносу кислорода. Хорошо развита лимфатическая система.

Выделительная система представлена парными, бобовидной формы, тазовыми (метанефрос, вторичными) почками, расположенными в пояс-

ничной области по бокам от позвоночника. Нефридиальные канальцы наиболее длинные и густо оплетены кровеносными капиллярами. Основной конечный продукт белкового обмена — мочевина. От каждой почки отходят мочеточники, впадающие в мочевой пузырь и мочеиспускательный канал. У самцов мочеиспускательный канал одновременно служит для выведения половых продуктов, в него открываются семяпроводы.

Половая система. Раздельнополые. Половые железы парные. У самок имеются парные яичники в брюшной полости, яйцеводы, образующие матку, которая переходит во влагалище. У самцов парные семенники располагаются в мошонке, семяпроводы открываются в мочеиспускательный канал. Оплодотворение внутреннее, с помощью полового члена сперматозоиды вводятся в половые пути самки. Яйцеклетка после оплодотворения в верхней части яйцевода попадает в матку, где происходит развитие зародыша. При развитии эмбриона происходит срастание наружной стенки аллантоиса и серозной оболочки в хорион, врастающий в стенку матки при помощи ворсинок. В результате в этом месте образуется плацента, которая обеспечивает питание и дыхание зародыша за счет организма матери. Беременность (процесс развития зародыша внутри организма матери) у собак длится два месяца. На свет появляются слепые, беспомощные детеныши (щенки), которые в течение полутора месяцев питаются материнским молоком, вырабатываемым млечными железами самок.

Сравнительная анатомия систем органов позвоночных

Сравнительная анатомия — наука, изучающая сходства и различия строения систем органов у различных групп животных. Она позволяет установить родство между видами и выявить направления преобразований органов в процессе эволюции.

Филогенез (историческое развитие) каждой системы рассматривается отдельно.

Филогенез наружных покровов

Кожа позвоночных состоит из многослойного эпителия (эктодермального происхождения) — эпидермиса и внутреннего соединительнотканного слоя (мезодермального происхождения) — дермы, или кутиса (рис. 137).

У *хрящевых* рыб появляется плакоидная чешуя, представляющая собой пластинку, несущую шип или зубец. Чешуя состоит из дентина, более твердого, чем кость. Шип снаружи покрыт эмалью, еще более твердой, чем дентин. В закладке плакоидной чешуи участвует эпидермис и дерма. Кроме того, эпидермис содержит большое количество одноклеточных слизистых желез.

У *костных* рыб появляется костная чешуя за счет дермы, без участия эпидермиса. Филогенетически костная чешуя связана с более примитивной плакоидной чешуей.



Рис. 137. Кожные образования у позвоночных

У *земноводных* чешуя исчезает и начинает происходить процесс ороговения верхнего слоя эпидермиса. Слизистые железы становятся многоклеточными. Слизь защищает земноводных от высыхания и обеспечивает кожное дыхание.

У *рептилий* происходит полное ороговение поверхностного слоя эпидермиса, вследствие чего тело становится покрытым роговыми чешуйками, которые периодически сбрасываются и заменяются новыми. Слизистые железы исчезают.

У *птиц* возникают роговые образования более сложного строения — перья (гомологичные чешуе пресмыкающихся), которые периодически сбрасываются и заменяются новыми. Кожа сухая, практически лишена желез (исключение — копчиковая железа для смазывания перьев).

У *млекопитающих* возникают роговые придатки сложного строения: волосы, ногти, копыта, рога и др. Кожные железы (гомологичные слизистым железам амфибий). Потовые железы дают начало сальным и млечным железам.

Сравнительная характеристика представителей типа хордовых

Особенности строения		Бесчерепные (ланцетник)	Черепные, или Позвоночные				
			Костные рыбы	Амфибии (Земноводные)	Рептилии (Пресмыкающиеся)	Птицы	Млекопитающие
Представители		Ланцетник	Окунь	Лягушка	Ящерица	Голубь	Собака
Отделы тела		Туловище, хвост, плавник	Голова, туловище, хвост, плавники	Голова, туловище, передние и задние конечности, может быть хвост	Голова, шея, туловище, хвост, передние и задние конечности	Голова, шея, туловище, хвост, крылья, ноги	Голова, шея, туловище, хвост, передние и задние конечности
Покровы		Однослойный эпидермис	Кожа, костные чешуи, слизистые железы	Кожа, многоклеточные слизистые железы	Кожа сухая, роговые чешуи, панцирь	Кожа сухая, роговые перья, на ногах чешуи	Кожа, потовые, млечные, сальные железы, волосы (шерсть)
Мышцы		Продольные, сегментированные	Продольные, сегментированные и пучки мышц (плавников и др.)	Система пучков мышц	Система пучков мышц	Система пучков мышц	Система пучков мышц
Скелет	туловища	Хорда	Хорда и костнохрящевой. Череп. Отделы позвоночника: туловищный и хвостовой. Ребра	Костный с хрящевыми элементами. Череп. Отделы позвоночника: туловищный, крестцовый, хвостовой	Костный с немногими хрящевыми элементами. Череп. Отделы позвоночника: шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой. Грудная клетка (кроме змей и черепах)	Костный. Череп. Отделы позвоночника: шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой. Грудная клетка	Костный. Череп. Отделы позвоночника: шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой. Грудная клетка
	конечностей	Нет	Скелет парных брюшных плавников приклеплен к грудному поясу. Плавники	Пояса передних и задних конечностей, свободные конечности	Пояса передних и задних конечностей, свободные конечности	То же, но передние конечности превращены в крылья	Пояса передних и задних конечностей. Свободные конечности
Пищеварительная система		Пищеварительный канал: рот, глотка со щелями, кишечная трубка, печеночный вырост, анус	Рот с зубами, глотка со щелями,пищевод, желудок, печень, поджелудочная железа, кишечник, анус. Плавательный пузырь — вырост кишечника	Рот с зубами, глотка, пищевод, желудок, печень, поджелудочная железа, кишечник, клоака	Рот с зубами, глотка, слюнные железы, пищевод, желудок, тонкая кишка (развит короткий слепой отросток), печень, поджелудочная железа, толстая кишка, клоака	Рот без зубов, пищевод, зоб, железистый желудок, мускульный желудок, кишечник, печень, поджелудочная железа, клоака	Рот с зубами (зубы в альвеолах), глотка, пищевод, желудок, кишечник (хорошо развит слепой отросток, задняя кишка дифференцирована), печень, поджелудочная железа, анальное отверстие (клоака только у однопроходных)
Выделительная система		Около 100 пар нефридиев в головном отделе тела	Парные туловищные почки (у личинок головные), мочеточники, мочевой пузырь, мочевое отверстие	Парные туловищные почки (у личинок головные), мочеточники, мочевой пузырь, клоака	Парные тазовые почки, мочеточники, мочевой пузырь, клоака	Парные тазовые почки. Мочевого пузыря нет. Клоака	Парные тазовые почки, мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал
Кровеносная система	Сердце	Нет	Двухкамерное	Трехкамерное	Трехкамерное	Четырехкамерное	Четырехкамерное
	Круги кровообращения	Один, холоднокровные	Один, холоднокровные	Два, холоднокровные	Два, холоднокровные	Два, теплокровные	Два, теплокровные
	Кровь	Артериальная, венозная	Артериальная, венозная	Артериальная, венозная и смешанная	Артериальная, венозная и смешанная	Артериальная, венозная	Артериальная, венозная

Окончание

Особенности строения	Бесчерепные (ланцетник)	Черепные, или Позвоночные				
		Костные рыбы	Амфибии (Земноводные)	Рептилии (Пресмыкающиеся)	Птицы	Млекопитающие
Представители	Ланцетник	Окунь	Лягушка	Ящерица	Голубь	Собака
Дыхательная система	Жаберные щели в глотке	Перистые жабры на костных дугах в щелях глотки	Мешковидные легкие (у личинок — жабры), кожа	Мешковидные ячеистые легкие	Губчатые легкие с парабронхами	Легкие с альвеолами
Нервная система	Нервная трубка	Головной (пять отделов) и спинной мозг, нервы	Головной и спинной мозг, нервы	Головной и спинной мозг, нервы. Появляется кора больших полушарий	Головной и спинной мозг, нервы. В коре — центры зрения, движения	Головной и спинной мозг, нервы. Развита кора больших полушарий головного мозга, имеющая извилины. В ней — центры органов чувств и регуляции инстинктов
Органы чувств	Клеточные рецепторы, щупальца, светочувствительные глазки, осязание по всей коже	Глаза, органы обоняния, вкуса, слуха, осязания, боковая линия и равновесия	Глаза, органы равновесия, вкуса, слуха, обоняния, осязания	Глаза, органы равновесия, слуха, вкуса, обоняния, осязания	Глаза, органы равновесия, слуха, обоняния, вкуса. осязания	Глаза, органы равновесия, слуха, обоняния, вкуса, осязания (вибриссы)
Размножение, оплодотворение, развитие зародыша	Яичники и семенники расположены посегментно. Оплодотворение наружное. Развитие зародыша в воде	В парных и непарных яичниках — икра (яйцеклетки), в семенниках — сперматозоиды. Оплодотворение наружное	В парных яичниках — икра (яйцеклетки), в семенниках — сперматозоиды. Оплодотворение наружное. Развитие головастика в воде	В парных яичниках — яйца, в парных семенниках — сперматозоиды. Оплодотворение внутреннее. Развитие зародыша в воздушной среде и в организме матери	В единственном яичнике — яйца, в семенниках — сперматозоиды. Оплодотворение внутреннее. Развитие зародыша в воздушной среде	В парных яичниках — яйцеклетки, в семенниках — сперматозоиды. Оплодотворение внутреннее. Развитие зародыша у плацентарных млекопитающих в матке. Выкармливание молоком

Филогенез скелета

В индивидуальном развитии у всех позвоночных сначала закладывается хорда, которую позднее заменяет позвоночник с последующей его дифференцировкой. В качестве постоянного органа хорда функционирует у низших позвоночных (круглоротые, осетровые и двоякодышащие рыбы). В дальнейшем у всех позвоночных хорда вытесняется телами позвонков и сохраняется в виде остатков между телами позвонков. Замена хорды костным позвоночником способствовала увеличению прочности и гибкости скелета.

Дифференцировка позвоночника в процессе эволюции

У *рыб* два отдела — туловищный и хвостовой. У *земноводных* четыре отдела — шейный, туловищный, крестцовый, хвостовой. У *рептилий* пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой. У *птиц* позвоночник сходен с позвоночником рептилий, но имеет черты специализации. Сложный крестец состоит из значительного числа сросшихся между собой позвонков. В этом крестце лишь два позвонка имеют генетическую связь с рептилиями. Спереди от них лежат типичные грудные позвонки, позади — позвонки хвостовой области. Число свободных позвонков у птиц незначительно. У *млекопитающих* (пять отделов) — шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой. Характерно постоянное число позвонков в шейном отделе (семь).

Эволюция черепа позвоночных

У *рыб* мозговой череп из хряща или кости полностью защищает головной мозг. В связи с развитием органов чувств обособляются обонятельные и слуховые капсулы, увеличиваются глазницы. В висцеральном черепе появляются челюсти из жаберных дуг с зубами, число которых сократилось.

С выходом позвоночных на сушу у *земноводных* уменьшается хрящевой мозговой череп, исчезают жаберные крышки и жаберные дуги, появляется среднее ухо с одной слуховой косточкой (стремечко) и подъязычный скелет, а также два затылочных мыщелка на черепе, с помощью которых голова подвижно соединяется с шейным позвонком.

У *рептилий* происходит полное окостенение черепа. Соединение с первым шейным позвонком одним мыщелком. Первые два шейных позвонка — атлант и эпистрофей — обеспечивают полную подвижность головы. Мозговой череп у рептилий относительно крупнее, чем у земноводных. Челюстной аппарат более совершенный, с зубами, способными разгрызать пищу.

У *птиц* в связи с приспособлением к полету происходит срастание костей черепа, смещение затылочного отверстия на дно, формирование крупных глазниц и видоизменение челюстей в клюв без зубов.

У *млекопитающих* череп массивный, кости соединены швами. Мозговой отдел крупнее висцерального. К позвоночнику затылочная кость

причленяется двумя мыщелками. Глазницы сравнительно малы. В среднем ухе имеются три слуховые косточки (молоточек и наковальня появились впервые). Развито вторичное костное нёбо. Верхняя челюсть прочно срастается с черепом, нижняя подвижна и состоит из одной зубной кости. Зубы сидят в ячейках (альвеолах) и дифференцированы по функциям (гетеродонтная зубная система).

Эволюция развития пятипалой конечности

Пятипалая конечность развилась из сильно расчлененного плавника кистеперой рыбы путем постепенного уменьшения количества костных элементов. В процессе преобразования плавников в конечности наземных позвоночных произошла замена прочного сочленения элементов скелета между собой подвижным сочленением в виде суставов. Одновременно сформировались пояса конечностей, которые соединялись с осевым скелетом. В процессе эволюции наземных позвоночных происходит значительное удлинение костей проксимального отдела (плечо, предплечье) и дистальных (пальцев), в то время как кости среднего отдела укорачиваются, (рис. 138). Зависимость между длиной костей и наземным образом жизни подтверждается тем, что при вторичном переселении в воду происходит обратное укорочение этих костей (киты, водные рептилии).

Филогенез пищеварительной системы

Эволюция пищеварительной системы связана с удлинением и дифференцировкой пищеварительного канала, увеличением поверхности всасывания и развитием пищеварительных желез.

У *рыб* происходит дифференцировка пищеварительного канала. Развитие челюстей, зубов, появление печени и поджелудочной железы.

У *земноводных* кишечник более дифференцирован. В ротоглоточную полость открываются протоки слюнных желез (для смачивания пищевого комка, в химической обработке пищи не участвуют). Глотка без жаберных щелей. Короткий, но широкий пищевод переходит в желудок, от которого отходит более длинная тонкая кишка, плавно переходящая в толстую и прямую, заканчивающуюся клоакой. Весь кишечник подвешен к стенкам полости на особых складках брюшины — брыжейке. Печень с желчным пузырем и поджелудочная железа развиты хорошо.

У *рептилий* наблюдается появление зачаточного костного нёба. Язык свободный, мускулистый, подвижный, к концу утончается и расщепляется на две половины. Протоки слюнных желез содержат ферменты. Желудок крупный, с толстыми мышечными стенками. Тонкая кишка более длинная, на границе с толстой кишкой отходит зачаточная слепая кишка. Сильнее развиты печень и поджелудочная железа.

У *птиц* исчезают зубы и челюсти. Появляются расширение пищевода — зоб, два отдела желудка (железистый и мускульный). Тонкая кишка длиннее, чем у рептилий. Короткий толстый отдел не дифференцирован на

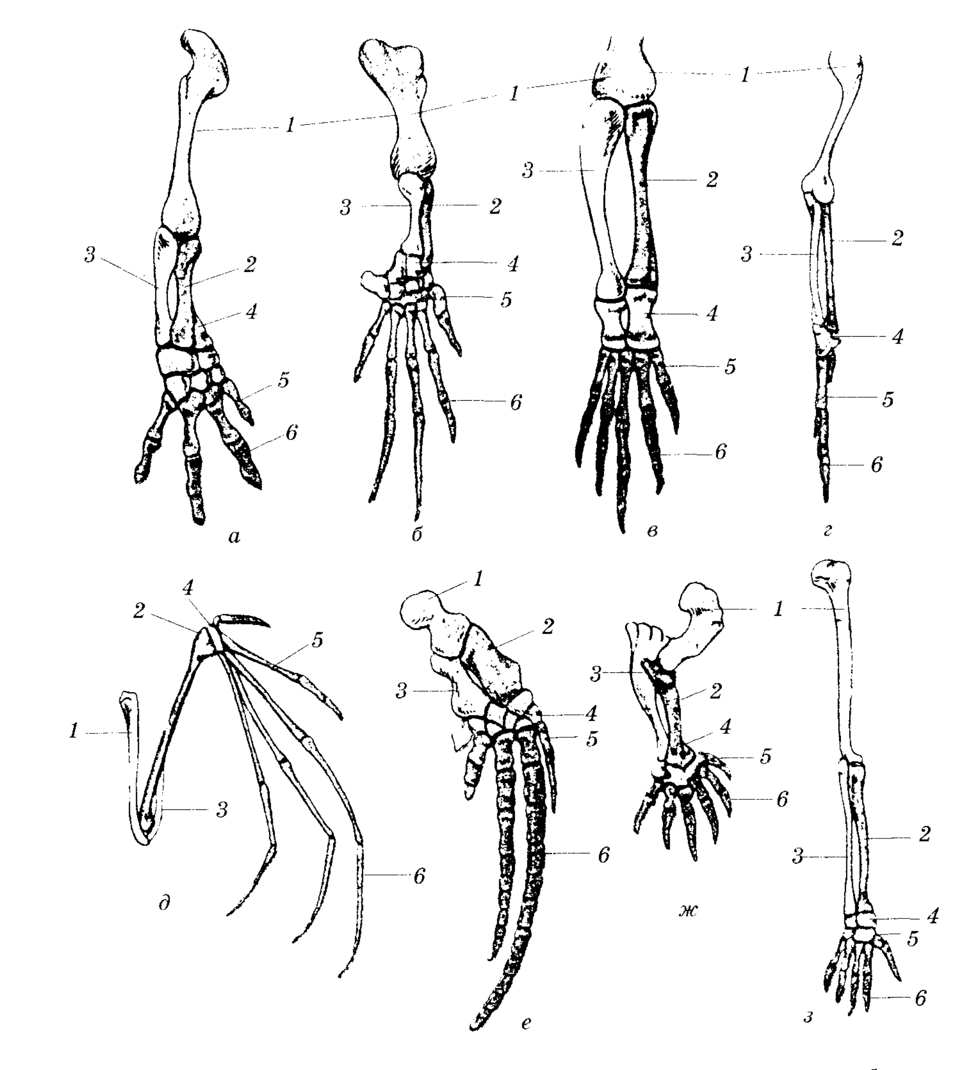


Рис. 138. Гомология скелета передней конечности позвоночных: *а* — саламандра; *б* — черепаха; *в* — крокодил; *г* — птица; *д* — летучая мышь; *е* — кит; *ж* — крот; *з* — человек. *1* — плечевая кость; *2* — лучевая кость; *3* — локтевая кость; *4* — кости запястья; *5* — кости пястья; *6* — фаланги пальцев

толстую и прямую кишку. На границе между тонким и толстым отделами имеются два слепых отростка. Задняя кишка заканчивается клоакой.

У *млекопитающих* появляются губы, гетеродонтная зубная система, вторичное твердое нёбо, железы желудка. Увеличивается длина кишечника, на границе с толстой кишкой имеется длинный слепой отросток. Задняя кишка изолирована от мочевых путей. Толстая кишка переходит в прямую кишку, заканчивающуюся анальным отверстием. Среди пред-

ставителей наблюдается пищевая специализация в строении и соотношении отделов пищеварительной системы.

Филогенез дыхательной системы

Эволюция дыхательной системы связана с уменьшением числа жаберных щелей, обособлением дыхательных путей, увеличением дыхательной поверхности и совершенствованием механизмов дыхания (рис. 139).

У *водных позвоночных* наблюдается развитие околожаберной полости, образующей жаберные мешки, в стенках которых формируются жабры. У костных рыб появляется жаберная крышка, прикрывающая жабры. Число жаберных щелей может быть различно (у хрящевых 6—7, у костных 4—5).

У *наземных позвоночных* в связи с выходом на сушу жабры и жаберные щели редуцировались. Легкие закладываются в виде парного выроста брюшной стенки глотки. У *земноводных* легкие представлены мешками либо с гладкими тонкими стенками (тритон), либо с ячеистой структурой внутренней стенки. Воздухоносные пути дифференцированы слабо. Механизм дыхания — ротоглоточный. Большую роль в газообмене играют кожные покровы.

У *рептилий* легкие становятся единственным органом дыхания. Дыхательная поверхность легочных мешков увеличивается за счет появления перегородок на стенках легких (ячеистое строение). Трахея разделяется на два бронха. Механизм дыхания — грудной.

У *птиц* легкие представляют собой не мешки, а плотные губчатые тела. Состоят из разветвлений бронхиальных трубок, соединенных между собой многочисленными параллельными парабронхами, от которых отходят слепые выросты — бронхиолы. Газообмен осуществляется в бронхиолах. Часть вторичных бронхов пронизывает легкие насквозь и образует на конце огромные тонкостенные расширения — воздушные мешки, лежащие между внутренними органами, за счет которых в легких происходит окисление дважды — при вдохе и выдохе (двойное дыхание). Механизм дыхания грудной, но высокая интенсивность дыхания привела к высокому уровню обмена веществ.

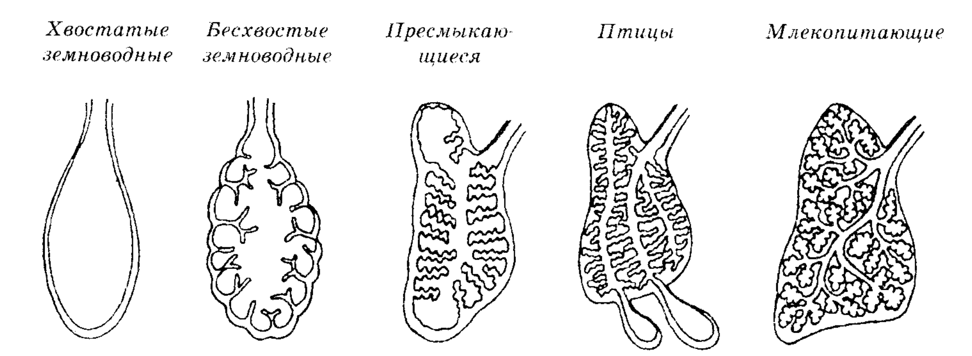


Рис. 139. Эволюция дыхательной системы

У *млекопитающих* увеличивается площадь газообмена в легких. Бронхи делятся на большое число бронхов вторичного, третичного и четвертичного порядков, заканчивающихся бронхиолами с многочисленными пузырьками — альвеолами, где происходит газообмен. В механизме дыхания участвуют мускулатура грудной клетки и диафрагма.

Филогенез кровеносной системы

Кровеносная система позвоночных (см. рис. на форзаце) замкнутая, имеется сердце, сокращение которого обеспечивает непрерывный кровоток. Основные направления эволюции кровеносной системы связаны с увеличением числа камер сердца, дифференцировкой сосудов, повышением содержания кислорода в крови, разделением артериального и венозного кровотоков, и как следствие — повышение скорости кровотока, повышение обмена веществ.

У *рыб* двухкамерное сердце, состоящее из одного желудочка и одного предсердия. Один круг кровообращения.

У *амфибий* трехкамерное сердце, состоящее из двух предсердий, которые открываются в желудочек общим отверстием. Два круга кровообращения.

У *рептилий, птиц* и *млекопитающих* каждое предсердие имеет самостоятельное отверстие, снабженное клапаном, открывающееся в желудочек. У *рептилий* трехкамерное сердце, один желудочек с неполной перегородкой. У *птиц* и *млекопитающих* четырехкамерное сердце, происходит полное разделение артериального и венозного кровотока.

Эволюция сосудов

От сердца в эмбриональном периоде развивается непарный артериальный ствол (брюшная аорта), от которого отходят крупные парные сосуды — артериальные жаберные дуги, охватывающие глотку и соединяющиеся на спинной стороне спинной аортой. Число артериальных дуг позвоночных соответствует числу висцеральных дуг и обычно равно шести.

У зародышей *рыб* I и II пары жаберных дуг исчезают, так как две первые жаберные перегородки (висцеральные дуги) входят в состав лицевого черепа. III, IV, V и VI жаберные дуги разделяются на приносящие и выносящие жаберные артерии с развитой сетью капилляров.

У наземных позвоночных *(амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих)* I и II жаберные дуги редуцируются, а оставшиеся четыре пары претерпевают характерные преобразования:

— III пара дуг теряет взаимосвязь со спинной аортой и образует сонные артерии, несущие артериальную кровь вперед, в головной отдел. Эмбриональная связь сонной артерии со спинной аортой носит название сонного протока и иногда сохраняется во взрослом состоянии (змеи, ящерицы);

— IV пара дуг преобразуется в дуги аорты. У *амфибий* и *рептилий* дуги развиты симметрично. У *птиц* редуцирована левая дуга аорты, а у *млекопитающих* — правая дуга;

— V пара жаберных дуг редуцируется. У хвостатых амфибий сохраняется в виде протока;

— VI пара жаберных дуг теряет связь со спинной аортой и преобразуется в легочные артерии. Эмбриональная связь легочных артерий со спинной аортой носит название боталлов проток, который сохраняется во взрослом состоянии у хвостатых амфибий, гаттерии и черепах.

Филогенез нервной системы

Нервная система закладывается на спинной стороне зародыша из эктодермы, в виде нервной пластинки. Края пластинки смыкаются, образуя нервную трубку, внутри которой имеется полость невроцель. Формирование головного мозга у позвоночных начинается с образования на переднем конце трубки вздутий — мозговых пузырей, каждый из которых дает начало основным пяти отделам головного мозга: переднему, среднему, промежуточному, мозжечку и продолговатому. А из всей остальной трубки формируется спинной мозг. Основные направления эволюции нервной системы связаны с увеличением общего объема, прогрессивным развитием переднего отдела, развитием коры головного мозга, где сосредоточены центры, регулирующие функции организма и обеспечивающие сложное поведение.

Строение головного мозга позвоночных (рис. 140)

У *рыб* — *ихтиопсидный* тип головного мозга, ведущий отдел — *средний* мозг. Передний мозг не разделен на полушария. Крыша не содержит нервной ткани, а состоит из клеток эпителия. На дне образуются скопления базальных ядер — полосатых тел. От переднего отдела мозга отходят обонятельные доли. Серое вещество, выстилающее полости мозговых желудочков, получило название древней коры, которая остается участком обонятельных долей на всех стадиях эволюции позвоночных. Средний мозг состоит из двух полушарий, или зрительных долей, имеющих на крыше слой серого вещества (кору). Здесь собираются, обрабатываются сенсорные сигналы из всех источников и образуются двигательные ответы. Мозжечок развит и обеспечивает координацию движений.

У *земноводных* — *ихтиопсидный* тип головного мозга, ведущий отдел — *средний* мозг. Передний мозг увеличивается по объему, происходит разделение на два полушария, и образуются два боковых желудочка мозга. Серое вещество находится внутри крыши мозга, нервные клетки представляют собой зачаток старой коры. В основании переднего мозга лежат полосатые тела. Средний мозг сохраняет роль ведущего отдела центральной нервной системы. Мозжечок развит слабее, чем у рыб, в связи с меньшей подвижностью.

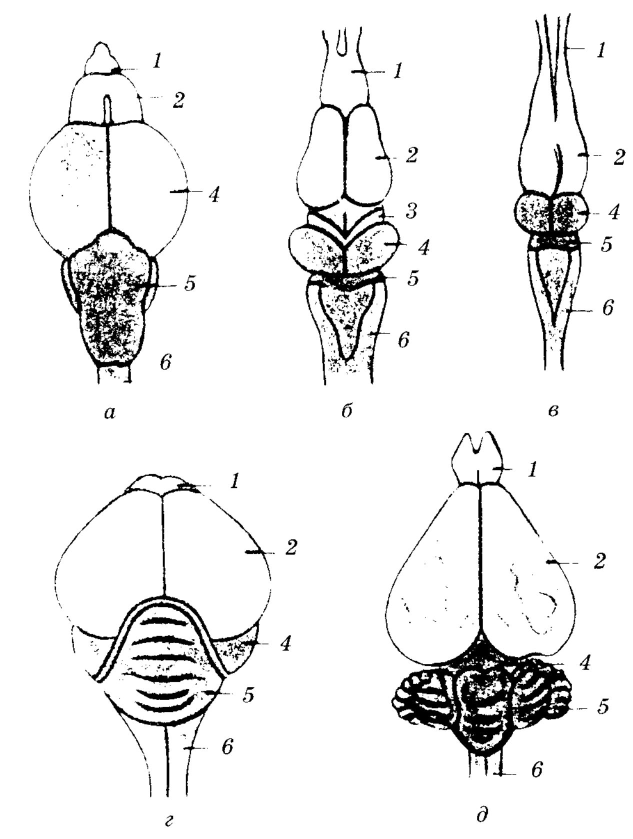


Рис. 140. Гомология головного мозга позвоночных (вид сверху): *а* — костистая рыба; *б* — амфибия; *в* — рептилия; *г* — птица; *д* — млекопитающее (кролик). *1* — обонятельные доли; *2* — передний мозг (большие полушария); *3* — промежуточный мозг; *4* — средний мозг; *5* — мозжечок; *6* — продолговатый мозг

У *рептилий* — *зауропсидный* тип мозга, ведущий отдел — *передний* мозг. Происходит увеличение общего объема головного мозга. Передний мозг становится наиболее крупным по сравнению с другими отделами и очень хорошо развит. От него отходят обонятельные доли. Увеличение переднего мозга происходит за счет развития полосатых тел (дна мозга). На поверхности крыши впервые появляются нервные клетки — старая кора (архипаллиум), которая состоит из двух островков серого вещества на медиальной и латеральной стороне каждого полушария. Функциональное значение имеет медиальный — высший обонятельный центр, а в латеральном островке закладываются зачатки новой коры. Средний мозг теряет свое значение ведущего отдела, размеры его сокращаются. Мозжечок в связи с подвижным образом жизни развит значительно лучше. Продолговатый мозг образует изгиб в вертикальной плоскости, характерный для всех амниот.

У *птиц — зауропсидный* тип мозга, ведущий отдел — *передний* мозг за счет дна, где сильно развиваются полосатые тела. Латеральные островки исчезают, сохраняются только медиальные — высший обонятельный центр. Обонятельные доли очень малы. Зрительные доли среднего мозга у птиц сохраняют огромное значение в связи с ведущей ролью зрения в жизни птиц. Мозжечок участвует в координации сложных движений и достигает огромных размеров, состоит из тела мозжечка и полушарий.

У *млекопитающих — маммальный* тип мозга, ведущий отдел — *передний* мозг за счет серого вещества крыши, образующей кору, а не полосатых тел. Кора развивается из клеток латеральных островков, а медиальные погружаются между полушариями, где сохраняются под названием гиппокамп, который выполняет функцию высшего центра обоняния. Новая кора (неопаллиум) выполняет функции центра высшей нервной деятельности. У низших млекопитающих поверхность коры гладкая, а у высших она образует многочисленные извилины, резко увеличивающие ее поверхность. Имеется мозолистое тело, объединяющее оба полушария. Крыша среднего мозга претерпевает существенную редукцию и принимает форму четырех небольших вздутий — четверохолмия. Передняя пара (верхние холмы) — зрительные центры, задняя пара — слуховые центры. Мозжечок хорошо развит. Кора мозжечка образует глубокие складки, увеличивающие ее площадь.

Филогенез органов чувств

Развитие органов чувств тесно связано с особенностями нервной системы. У сухопутных позвоночных прогрессивно развиваются органы зрения, слуха, обоняния, осязания и вкуса в связи с приспособлением к жизни на суше.

Органы зрения. У рыб — с плоской роговицей, шаровидным хрусталиком, слабой способностью к аккомодации; могут видеть только на близком расстоянии. У сухопутных животных появляется выпуклая роговица, линзовидный хрусталик, защищенный веками и мигательной перепонкой со слезными железами, изменяется аккомодация, развивается цветовое зрение. Высокая острота зрения свойственна птицам (рис. 141).

Органы слуха и равновесия. У рыб — внутреннее ухо. У земноводных, рептилий, птиц развивается среднее ухо с одной слуховой косточкой, а у млекопитающих с тремя. Строение внутреннего уха усложняется. У млекопитающих появляется наружное ухо с ушной раковиной.

Органы обоняния. У рыб — пара обонятельных мешков и две пары ноздрей, через которые проходит вода. У земноводных, рептилий, птиц органы обоняния сообщаются с ротовой полостью. Лучше всего обоняние развито у млекопитающих. У них обонятельные полости образуют обонятельные раковины.

Органы осязания и вкуса хорошо развиты у млекопитающих, хотя имеются у всех позвоночных.

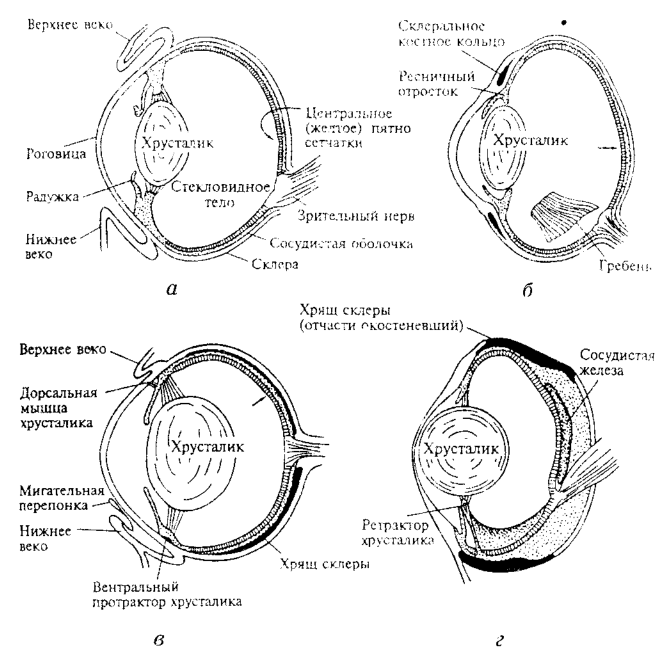


Рис. 141. Эволюция органов зрения у позвоночных: *а* — млекопитающее; *б* — птица; *в* — земноводное; *г* — рыба

Филогенез выделительной и половой систем

Органами выделения позвоночных служат почки (мезодермального происхождения). Структурной и функциональной единицей почки является нефрон (рис. 142). Основные направления выделительной системы связаны с увеличением всасывающей поверхности, утратой связи с целомом и установлением тесной взаимосвязи с кровеносной системой, появлением обратного всасывания. Последовательные стадии развития нефрона:

предпочка (головная, пронефрос) состоит из воронки (нефростома) и выделительного канальца, впадающего в мочеточник. Каждая воронка открывается в целом. Недалеко от воронки развивается сосудистый клубочек. Продукты диссимиляции, содержащиеся в крови, поступают в целомическую жидкость из сосудистых клубочков. Затем с этой жидкостью они попадают в отверстие нефростома, идут по выделительным канальцам в мочеточник и по нему — наружу. Количество нефронов 6—12;

первичная почка (туловищная, мезонефрос) также начинается воронкой, открывающейся в целом. От воронки отходит выделительный каналец, впадающий в мочеточник. На спинной стороне выделительного канальца развивается капсула, в которую врастает сосудистый клубочек, образуя мальпигиево тельце. Возникает

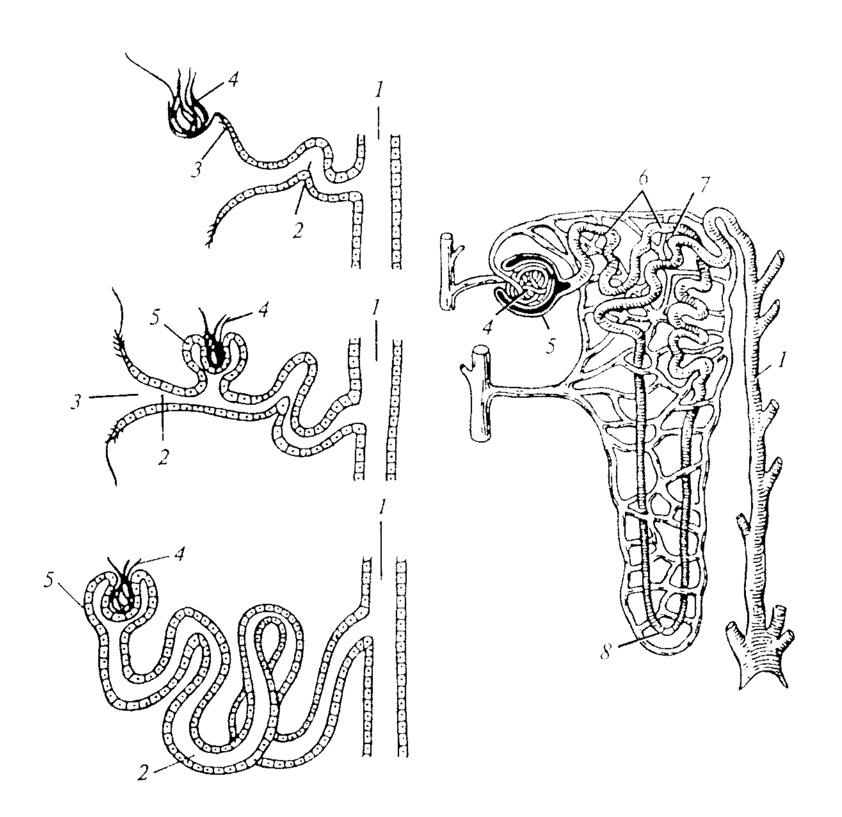


Рис. 142. Эволюция нефрона у хордовых: *а* — предпочка; *б, в* — первичная почка; *г* — вторичная почка. *1* — собирательная трубочка; *2* — выделительный каналец; *3* — нефростом; *4* — капиллярный клубочек; *5* — капсула; *6, 7* — извитой каналец; *8* — петля нефрона

непосредственная связь между кровеносной и выделительной системами. Продукты диссимиляции из крови поступают сразу в выделительную систему. Количество нефронов увеличивается до 30—34; *вторичная почка (тазовая, метанефрос)* характеризуется полным отсутствием воронки, связь с целомом полностью утрачивается. Нефрон начинается с капсулы (Боумена—Шумлянского), окружающей сосудистый клубочек (мальпигиево тельце), от которого идет сильно извитой выделительный каналец. В нем дифференцируется ряд отделов: проксимальный извитой каналец, петля Генле, дистальный извитой каналец, собирательная трубочка. Продукты диссимиляции поступают в нефрон путем фильтрации плазмы в полость капсулы клубочка и перехода первичной мочи в извитые канальцы. В канальцах нефрона происходят процессы обратного всасывания. Количество нефронов возрастает до 1 млн.

Закладка почки происходит в эмбриональном периоде развития позвоночных. У анамний закладывается сначала предпочка, затем — первичная почка. У амниот, кроме предпочки и первичной почки, закладывается вторичная почка.

У взрослых рыб и амфибий функционирует первичная почка, а у взрослых рептилий, птиц и млекопитающих — вторичная почка.

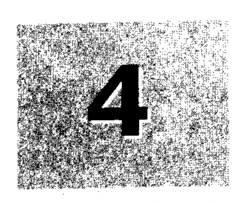
Связь выделительной и половой систем

Анамнии. У *самок* после появления первичной почки предпочка освобождается от функции выведения мочи и редуцируется, остается одна воронка предпочки, которая вместе с мочеточником (Мюллеровым каналом) преобразуется в яйцевод.

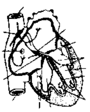
У *самцов* происходит редукция предпочки (исчезают не только выделительные канальцы, но и мочеточник). Одновременно возникает связь между семенником и первичной почкой. Сперматозоиды по семявыносящим канальцам попадают сначала в первичную почку, а затем по мочеточнику (Вольфову каналу) выделяются наружу. В этом случае Вольфов канал выполняет функцию мочеполового протока.

Амниоты. У *самок* предпочка и первичная почка освобождаются от функции выведения мочи. Первичная почка и ее мочеточник редуцируются, а из остатков предпочки и Мюллерова канала развивается яйцевод.

У *самцов* предпочка и ее мочеточник полностью редуцируются, а канальцы передней части первичной почки вместе с Вольфовым каналом формируют придаток семенника и семяпровод.



АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА



Анатомия человека (от греч. *anatome* — рассечение, расчленение) — это наука о формах и строении, происхождении и развитии человеческого организма, его систем и органов. Анатомия рассматривает строение тела человека, его органов в различные периоды жизни, исследует особенности организма в условиях влияния внешней среды.

Физиология (от греч. *physis* — природа, *logos* — наука) изучает функции живого организма, его органов и систем, клеток, процессы их жизнедеятельности.

Организм человека, состоящий из клеток, тканей, органов и их систем, представляет собой целостную биологическую систему.

Ткани

Ткани — это группа клеток и внеклеточного вещества, объединенных единством происхождения, общим строением и функцией.

Наука о тканях называется *гистологией*. В организме человека выделяют четыре типа тканей: эпителиальную, соединительную, мышечную, нервную.

Эпителиальная ткань (эпителий) — это совокупность клеток, покрывающих поверхность тела (кожу), выстилающих слизистые оболочки полых органов пищеварительной, дыхательной систем и мочеполового аппарата и образующих рабочую (железистую) паренхиму желез внешней и внутренней секреции.

Особенности эпителия: клетки плотно прилегают друг к другу, образуя пласт; мало межклеточного вещества; клетки располагаются на базальной мембране, прилегающей к соединительной ткани; высокая регенерация; клетки желез синтезируют вещества, подлежащие секреции.

Классификация:
1. По форме клеток: плоский, кубический, цилиндрический, призматический.
2. По количеству слоев: однослойный и многослойный.
3. В зависимости от ороговения: ороговевающий, неороговевающий.
4. По свойствам: железистый, покровный.

Соединительная ткань — совокупность клеток, разнообразных по строению и функциям, образующих скелет, внутренние органы, подкожную жировую клетчатку, кровь, лимфу.

Особенности соединительной ткани: сильно развито межклеточное вещество; высокая способность к восстановлению.

Классификация: плотная волокнистая; рыхлая волокнистая (жировая); хрящевая; костная; кровь и лимфа.

Мышечная ткань — это совокупность клеток опорно-двигательного аппарата, стенок внутренних органов, кровеносных и лимфатических сосудов.

Особенности мышечной ткани: обладает свойствами возбудимости и сократимости.

Классификация:
1. *Гладкая (неисчерченная) ткань*. Состоит из веретенообразных клеток, которые образуют мышечные слои в стенках кровеносных и лимфатических сосудов, полых органов (желудок, кишечник). Сокращение непроизвольное (под контролем вегетативной нервной системы).
2. *Скелетная поперечно-полосатая (исчерченная) и сердечная (исчерченная) ткани*. Состоит из многоядерных исчерченных мышечных волокон, в которых чередуются темные и светлые участки. Образует скелетные мышцы, входит в состав внутренних органов (язык, пищевод, глотка). Контролируется сознанием (иннервация соматической нервной системой). Сердечная мышца образована сердечными миоцитами (сокращение непроизвольное; под контролем вегетативной нервной системы).

Нервная ткань — это совокупность нервных клеток, образующих морфологически и функционально единую нервную систему (центральную и периферическую). Морфофункциональная единица — нейрон, состоящий из тела и различной длины отростков.

Особенности нервной ткани: обладает свойствами возбудимости и проводимости.

Характеристика эпителиальной ткани

Виды тканей	Строение ткани	Местонахождение	Функции
Плоский	Поверхность клеток гладкая, клетки плотно примыкают друг к другу. Однослойный. Покровный	Поверхность кожи, ротовая полость, пищевод, альвеолы, капсулы нефронов, плевра, брюшина	Покровная, защитная, выделительная (газообмен, выделение мочи)
Железистый	Железистые клетки, вырабатывающие секрет. Однослойный. Железистый	Железы кожи, желудок, кишечник, железы внутренней секреции, слюнные железы	Выделительная (выделение пота, слез), секреторная (образование слюны, желудочного и кишечного соков, гормонов)
Мерцательный (ресничный)	Состоит из клеток с многочисленными волосками (ресничками). Однослойный. Покровный	Дыхательные пути, спинномозговой канал, желудочки мозга, яйцеводы	Защитная (реснички задерживают и удаляют частицы пыли), организует ток жидкости, перемещение яйцеклетки
Кубический	Кубические, плотно примыкающие друг к другу клетки. Однослойный. Железистый	Канальцы почек, слюнные железы, железы внутренней секреции	Реабсорбция при образовании вторичной мочи, выделение слюны, секретов с гормонами
Призматический (цилиндрический)	Клетки призматической формы. Однослойный. Покровный	Слизистая оболочка желудка, кишечника	Защитная (от раздражающего действия соляной кислоты)
Псевдомногослойный	Клетки конической формы лежат в один слой, но чередуясь узкими и широкими концами. Создают двурядное положение ядер. Покровный	Обонятельные зоны, вкусовые сосочки языка, мочевой канал, трахея	Чувствительный эпителий. Восприятие запаха, вкуса, наполнение мочевого пузыря, ощущение присутствия посторонних частиц в трахее
Переходный	Многослойный эпителий, способный растягиваться. Его поверхность не слущивается. Покровный	Мочевой пузырь, мочеточник, почечная лоханка	Изменение объема органа

Окончание

Виды тканей	Строение ткани	Местонахождение	Функции
Многослойный	Ороговевающий. Ороговевают верхние слои клеток. Покровный	Кожа, волосы, ногти	Защитная, терморегулирующая, покровная
	Неороговевающий. Покровный	Пищевод, внутренняя поверхность щек, полость носа, влагалище, роговица	Защита от механических повреждений

Характеристика соединительной ткани

Виды тканей	Строение ткани	Местонахождение	Функции
Плотная волокнистая	Группы плотно лежащих волокон, состоящих из белка коллагена, почти без межклеточного вещества	Собственно кожа, сухожилия, связки, оболочки кровеносных сосудов, роговица глаза	Покровная, защитная, двигательная
Рыхлая волокнистая	Рыхло расположенные волокна и клетки, переплетающиеся между собой. Межклеточное вещество бесструктурное, с жировыми клетками	Подкожная жировая клетчатка, околосердечная сумка	Соединяет кожу с мышцами, поддерживает органы в организме. Участвует в терморегуляции тела
Хрящевая (гиалиновая, эластическая, волокнистая)	Живые круглые или овальные клетки хондроциты, лежащие в капсулах. Коллагеновые волокна. Межклеточное вещество плотное, упругое, прозрачное	Межпозвонковые диски; хрящи гортани, трахеи, ребер; ушная раковина; поверхность суставов; основания сухожилий; скелет зародыша	Сглаживание трущихся поверхностей костей. Защита от деформации дыхательных путей. Присоединение сухожилий к костям

Окончание

Виды тканей	Строение ткани	Местонахождение	Функции
Костная	Живые клетки остеоцисты с длинными отростками, соединенные между собой. Коллагеновые волокна. Межклеточное вещество — неорганические соли кальция и фосфора, белок оссеин	Кости скелета	Опорная, двигательная, защитная, кроветворная
Кровь и лимфа	Жидкая соединительная ткань. Состоит из форменных элементов и плазмы (жидкость с растворенными в ней органическими и минеральными веществами)	В сосудах кровеносной и лимфатической систем	Транспорт газов, питательных веществ, продуктов диссимиляции. Обеспечение постоянства внутренней среды организма. Защитная (иммунитет — выработка антител). Регуляторная (гуморальная — перенос гормонов)

Характеристика мышечной ткани

Виды тканей	Строение ткани	Местонахождение	Функции
Поперечно-полосатая	Многоядерные волокна цилиндрической формы длиной до 10 см, исчерченные поперечными полосами (нитями актина и миозина)	Скелетные мышцы, сердечная мышца	Произвольные движения тела и его частей, мимика лица, речь. Непроизвольные сокращения (автоматия) сердечной мышцы для проталкивания крови через камеры сердца
Гладкая	Одноядерные клетки с заостренными концами длиной до 0,5 мм	Стенки пищеварительного тракта, кровеносных и лимфатических сосудов, мышцы кожи	Непроизвольные сокращения стенок внутренних полых органов. Поднятие волос на коже

Характеристика нервной ткани

Виды тканей	Строение ткани	Местонахождение	Функции
Нервные клетки (нейроны)	Тела нервных клеток — нейронов разнообразны по форме и величине	Образуют серое вещество головного и спинного мозга	Высшая нервная деятельность. Связь организма с внешней средой. Центры условных и безусловных рефлексов
	Короткие отростки нейронов — древовидно ветвящиеся дендриты	Между отростками соседних нервных клеток	Передача возбуждения с одного нейрона на другой, установление связи между всеми органами тела
	Длинные отростки нейронов — аксоны	Соединяют рецепторы с телом чувствительного нейрона	Передача возбуждения от рецепторов по чувствительным нейронам к нервной клетке (телу нейрона)
	Нервные волокна — длинные выросты нейронов, заканчивающиеся нервными окончаниями в органах	Нервы периферической нервной системы, иннервирующие все органы тела	Образование проводящих путей нервной системы. Передача возбуждения от нервной клетки к периферии по центробежным нейронам
Нейроглия	Состоит из клеток нейроцитов	Между нейронами	Опора, питание и защита нейронов

Опорно-двигательный аппарат

Опорно-двигательный аппарат человека состоит из двух частей: *пассивной* (кости и их соединения) и *активной* (мышцы).

Пассивная часть включает: скелет головы (череп); осевой скелет (позвоночный столб, грудную клетку); кости поясов и конечностей (плечевой пояс, тазовый пояс, кости верхних и нижних конечностей); связки, суставы, хрящи, фасции. В скелет входит около 220 костей.

Активная часть включает мышцы (гладкие, скелетные поперечно-полосатые и сердечную мышцы). Пассивная и активная части связаны между собой по развитию.

Пассивная часть

Функции:

1. Опорная (прикрепление тканей и органов к частям скелета).
2. Формообразующая (определяет форму и размеры тела).
3. Защитная (защита внутренних органов).
4. Двигательная (передвижение тела и его частей в пространстве).
5. Кроветворная (красный костный мозг — источник элементов крови).
6. Метаболическая (принимает участие в обмене веществ, депо кальция и фосфора и др.).

Химический состав кости

Органические вещества (30 %): белок оссеин, коллаген, углеводы (полисахариды), лимонная кислота, ферменты — придают костям упругость, гибкость; неорганические (минеральные) вещества (60 %): соли кальция (99 %), соли фосфора, магний и другие микроэлементы — придают костям прочность; вода (10 %).

Строение костной ткани

Костные ткани содержат три вида клеток:

1. *Остеобласты* — строители кости, активно делятся с образованием молодых клеток. В сформировавшейся кости находятся в надкостнице, местах регенерации.
2. *Остеоциты* — находятся в полостях плотного межклеточного вещества, входят в состав остеона. Зрелые клетки не способны делиться.
3. *Остеокласты (костные макрофаги)* — разрушители костного вещества, содержат много лизосом, за счет ферментов которых разрушают костную ткань.

Структурно-функциональной единицей кости является *остеон* (рис. 143), представляющий собой систему костных пластин, замкнутых в цилиндры, которые располагаются вокруг центрального канала. В канале проходят кровеносные сосуды и нервные волокна. Между остеонами имеются вставочные пластины, представляющие собой остатки ранее существовавших остеонов. Между костными пластинами лежат клетки остеоциты. Рост остеона осуществляется изнутри за счет клеток остеобластов.

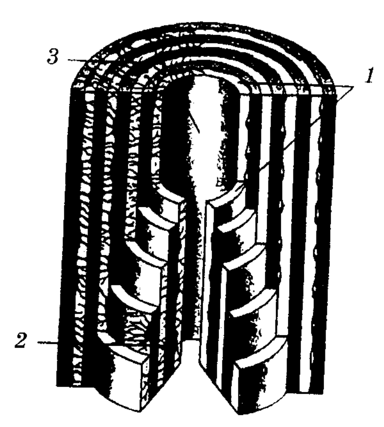


Рис. 143. Строение остеона в разрезе: *1* — пластинки остеона; *2* — костные клетки (остеоциты); *3* — центральный канал (канал остеона)

Конструкция костной ткани обеспечивает прочность костей. Из костной ткани построены:

компактное костное вещество — образует наружный слой кости, состоит из плотно прилегающих друг к другу перекладин. В диафизе длинной кости костные пластины расположены параллельно длинной оси;

губчатое костное вещество — состоит из перекладин и балок, между которыми имеется пространство, заполненное костным мозгом. Располагается под компактным веществом в концах трубчатых костей — эпифизах, в телах губчатых и смешанных костей, в плоских и воздухоносных костях (рис. 144).

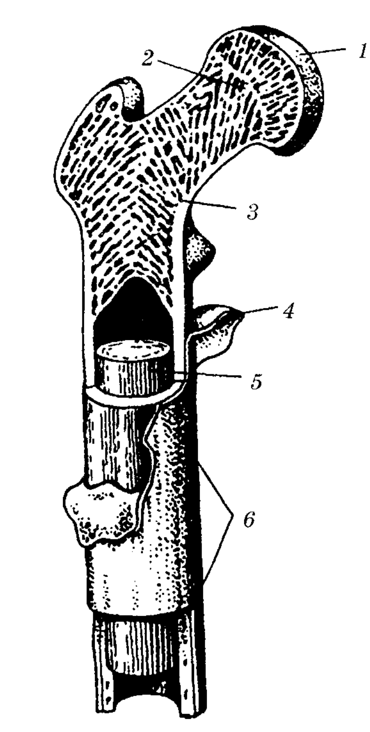


Рис. 144. Строение кости: *1* — головка трубчатой кости; *2* — губчатое вещество; *3* — компактное вещество; *4* — надкостница; *5* — костный мозг; *6* — средняя часть трубчатой кости

Это строение соответствует направлению основных линий сжатия (давления) и растяжения, действующих на кость. Расположение костных перекладин под углом друг к другу обеспечивает равномерное распределение давления и силы действия мышц на кости скелета.

Классификация костей. По форме, строению и особенностям развития кости делят на (рис. 145):

трубчатые: длинные (плечо, предплечье, бедро и голень) и короткие (фаланги пальцев, кости плюсны и пясти). Составляют большую часть скелета конечностей, выполняя роль рычагов при движении;

губчатые: короткие (запястье, предплюсна, позвонки) и сесамовидные (надколенник). Состоят из губчатого вещества, в ячейках которого содержится красный костный мозг;

плоские (кости крыши черепа, ребра, лопатка, грудина, тазовые кости) — по строению сходны с трубчатыми, участвуют в образовании полостей тела;

смешанные — имеют сложную форму и развиваются из нескольких частей. Например, тело позвонка по форме и по строению относится к губчатым костям, а дуга и отростки — к плоским;

воздухоносные (кости черепа: лобная, клиновидная, решетчатая, верхняя челюсть) — имеют в теле полость, выстланную слизистой оболочкой и заполненную воздухом.

Строение кости (на примере трубчатой). В трубчатых костях различают:

Тело, или *диафиз* — средняя часть, образовано компактным веществом.

Эпифиз — утолщенные концы кости с суставными поверхностями, покрытые суставным хрящом.

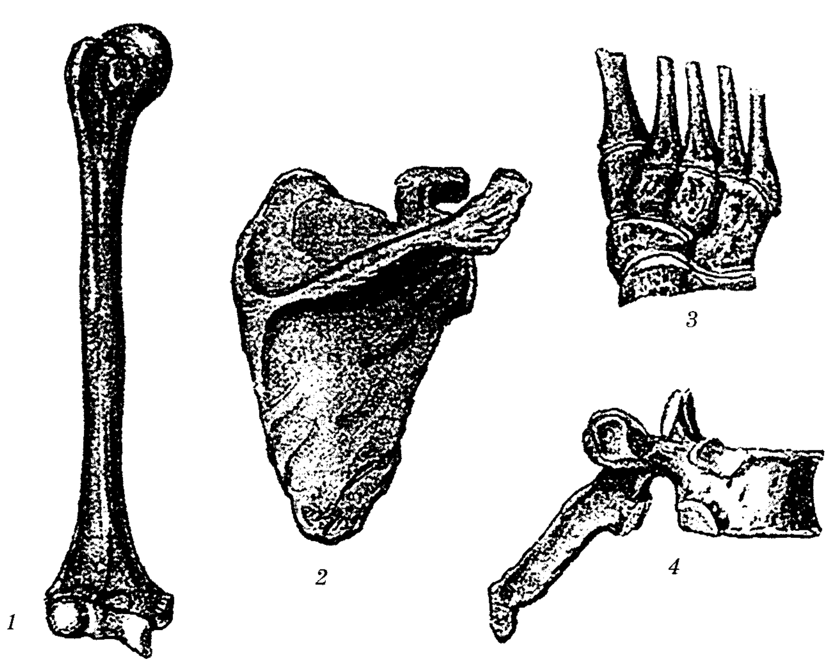


Рис. 145. Виды костей: *1* — длинная (трубчатая) кость; *2* — плоская кость; *3* — губчатые (короткие) кости; *4* — смешанная кость

Метафиз (пластинка роста) — участок кости, расположенный между диафизом и эпифизом. До окостенения здесь располагалась хрящевая пластинка, за счет которой кость росла в длину (до 20—25 лет).

Апофизы — бугорки, к которым прикрепляются мышцы и их сухожилия, фасции, связки.

Надкостница — наружная, прочная соединительнотканная пластинка, богатая кровеносными и лимфатическими сосудами, нервами, за исключением суставных поверхностей. Состоит из двух слоев: наружного (волокнистого) и внутреннего (костеобразующего). Функции: защитная, трофическая (питательная), нервно-регуляторная, костеобразовательная (рост в толщину и срастание при переломах).

Внутри кости имеются костномозговые полости и ячейки губчатого вещества, в которых находится костный мозг. У новорожденного ребенка костномозговые полости заполнены красным костным мозгом, который выполняет кровообразующую и защитную функции. Из стволовых клеток красного костного мозга образуются клетки крови и клетки иммунной системы (лимфоциты). У взрослого человека красный костный мозг сохраняется только в ячейках губчатого вещества плоских костей (кости черепа, грудина, подвздошные кости), эпифизах трубчатых костей. В костномозговой полости диафизов трубчатых костей находится желтый костный мозг, представляющий собой скопление жировой ткани. Масса костного мозга составляет 4—5 % от массы тела.

Соединение костей. Кости скелета между собой соединены при помощи различного вида соединений:

1. Непрерывные соединения *(синартрозы)* — между костями нет перерыва, а только прослойка, состоящая из разных тканей. Различают:
   синдесмоз — соединение костей при помощи плотной соединительной ткани (швы костей черепа);
   синхондроз — соединение костей при помощи хряща (соединение ребер с грудиной, межпозвоночные хрящевые диски);
   синостоз — соединение костей при помощи костной ткани (в эмбриогенезе лобная кость состоит из двух половинок, которые к рождению сращиваются между собой).
2. Полусуставы *(симфизы)* — представляют собой соединения двух костей при помощи хряща (лобковый симфиз).
3. Прерывные соединения *(суставы, или диартрозы)* — между соединяющимися костями есть перерыв, кости объединены вместе суставной сумкой. Отличаются большой подвижностью.

Классификация суставов. Строение сустава (рис. 146). В суставе различают основные и вспомогательные элементы.

Основные элементы: *суставные поверхности* сочленяющихся костей, покрытые суставным хрящом; *суставная капсула (сумка)*, окружающая концы сочленяющихся костей; *суставная полость*, заполненная синовиальной жидкостью, уменьшающей трение.

Вспомогательные элементы: связки, мембраны, хрящевые диски, мениски, синовиальные складки и др.

Классификация суставов:

1. По числу суставных поверхностей:
   простой — имеет две суставные поверхности (межфаланговый и плечевой суставы); *сложный* — имеет три и более суставные поверхности (локтевой сустав); *комбинированный* — состоит из двух и более анатомически самостоятельных суставов, функционирующих одновременно (височно-нижнечелюстной сустав); *комплексный* — между сочленяющимися поверхностями имеется диск или мыщелки, которые делят сустав на две камеры (коленный сустав).
2. По форме: *шаровидные* (плечевой, тазобедренный); *эллипсовидные* (лучезапястный); *седловидные* (запястно-пястный первого пальца); *блоковидные* (межфаланговые сочленения пальцев); *плоские* (запястно-пястный); *цилиндрические* (лучелоктевой, I и II шейные позвонки); *мыщелковый* (коленный).

Форма сустава определяется количеством осей вращения.

3. По осям движения:

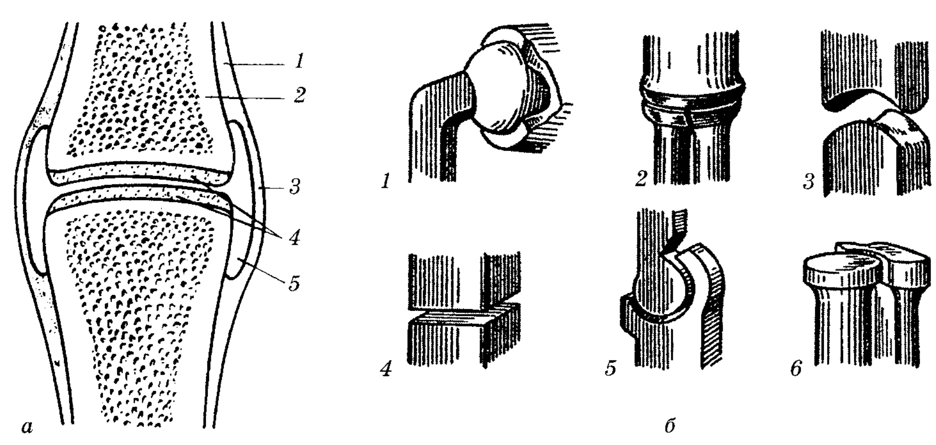


Рис. 146. а — схема строения сустава: *1* — надкостница; *2* — кость; *3* — суставная капсула; *4* — суставной хрящ; *5* — суставная полость; *б* — различные формы суставов (схема): *1* — шаровидный; *2* — эллипсовидный; *3* — седловидный; *4* — плоский; *5* — блоковидный; *6* — цилиндрический

одноосные (вокруг одной оси) — цилиндрический и блоковидный;

двуосные (вокруг двух осей) — эллипсовидный, седловидный и мыщелковый;

многоосные (вокруг трех осей) — шаровидный и плоский.

Скелет (от греч. *skeleton* — высушенный) (рис. 147) человека представляет собой совокупность костей, определенным образом соединенных друг с другом. В скелете выделяют три отдела: скелет туловища, скелет черепа и скелет конечностей.

Кости скелета выполняют опорную, двигательную и защитную функции. Кости также являются депо для минеральных солей.

Скелет туловища образован позвоночным столбом (позвоночником) и грудной клеткой.

Позвоночный столб является основным стержнем, костной осью тела и его опорой. Он защищает спинной мозг, составляет часть стенок грудной, брюшной и тазовой полостей, а также участвует в движении туловища и головы. Состоит из 33—34 позвонков, накладывающихся последовательно один на другой. В позвоночнике различают следующие отделы: шейный (7 позвонков); грудной (12 позвонков); поясничный (5 позвонков); крестцовый (5 позвонков, сросшихся в единую кость — крестец); копчиковый (4—5 сросшихся позвонков).

Каждый позвонок имеет утолщенную часть — *тело*, обращенное вперед, и *дугу*, которая прикрепляется к телу позвонка сзади. Дуга и тело позвонка образуют широкое позвоночное отверстие. От дуги позвонка отходят *отростки* разной величины и направленности:

по средней линии от дуги назад отходит непарный *остистый* отросток (служит для прикрепления связок и мышц);

Рис. 147. Скелет человека: *а* — спереди; *б* — сзади. *1* — череп; *2* — ключица; *3* — лопатка; *4* — грудная клетка; *5* — плечевая кость; *6* — ребра; *7* — позвоночник; *8* — кости таза; *9* — кости предплечья; *10* — кисти; *11* — бедренная кость; *12* — кости голени; *13* — кости стопы

в стороны от дуги отходят парные *поперечные* отростки (для соединения с ребрами);
вверх и вниз направлены парные верхние и нижние *суставные* отростки (для соединения с выше и ниже расположенными позвонками).

Размеры позвонков неодинаковы, чем больше нагрузка, тем больше размеры позвонков.

Шейные позвонки имеют сравнительно небольшое тело, так как они испытывают меньшую нагрузку, чем позвонки других отделов. Поперечные отростки шейных позвонков имеют отверстия, через которые проходит позвоночная артерия. Остистые отростки на конце раздвоены. I (атлант) и II (эпистрофей) шейные позвонки имеют отличную от других шейных позвонков форму, поскольку они сочленяются с черепом, несут на себе его тяжесть и участвуют во вращении.

Грудные позвонки (рис. 148) крупнее шейных и сочленяются с ребрами. Остистые отростки грудных позвонков резко наклонены вниз и не раздвоены, что препятствует наклону грудного отдела позвоночного столба назад.

Поясничные позвонки отличаются массивностью тел, что связано с большой нагрузкой на них. Остистые отростки у них направлены назад.

Крестцовые позвонки в юности срастаются в единую кость — крестец, для приспособления к большой нагрузке, которую несет эта часть скелета.

Копчиковые позвонки — остатки исчезнувшего хвоста, они рудиментарны и сливаются в одну кость — копчик.

Позвоночные отверстия, накладываясь друг на друга, образуют позвоночный канал, в котором располагается спинной мозг вместе с покрывающими его оболочками. Позвоночный столб взрослой женщины имеет длину 60—65 см, у мужчин — 60—70 см, что составляет примерно $^2/_3$ длины тела.

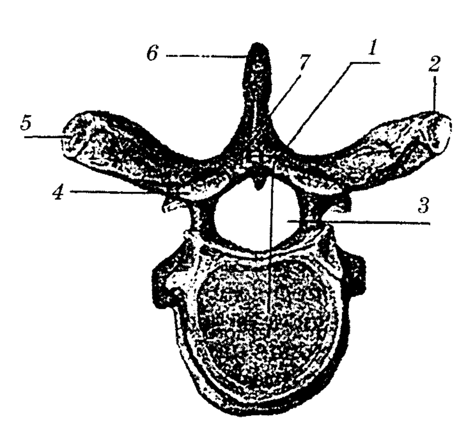


Рис. 148. Строение грудного позвонка (вид сверху): *1* — тело позвонка; *2* — поперечный отросток; *3* — позвоночное отверстие; *4* — верхний суставной отросток; *5* — реберная ямка поперечного отростка; *6* — остистый отросток; *7* — дуга позвонка

У новорожденных позвоночный столб прямой, но в процессе роста ребенка появляются естественные физиологические изгибы: назад — *кифоз* (грудной и крестцовый), вперед — *лордоз* (шейный и поясничный). В лежачем положении тела изгибы распрямляются, позвоночник удлиняется. При вертикальном положении, особенно при нагрузках, они выражены более четко. Боковые искривления позвоночника появляются обычно из-за неправильного сидения за столом, за партой (у школьников) — *сколиоз* — изгиб в сторону.

Грудная клетка состоит из 12 пар ребер, грудины и грудных позвонков.

Грудина — непарная плоская кость, состоящая из рукоятки, тела и мечевидного отростка.

Ребра представляют собой длинные изогнутые костные пластинки, переходящие в переднем отделе в хрящевые. Сзади каждое ребро заканчивается головкой, соединяющейся с телами соответствующих позвонков, а бугорок шейки ребра образует сустав с поперечным отростком позвонка. Семь пар верхних ребер (I—VII) передними своими концами достигают грудины, их называют *истинными ребрами*. VIII, IX, X ребра грудины не достигают, они соединяются с вышележащим ребром, поэтому получили название *ложных ребер*. XI и XII ребра заканчиваются в мышцах брюшной стенки, отличаются большой подвижностью. Их называют *колеблющимися ребрами*. К ребрам прикреплены дыхательные мышцы и диафрагма.

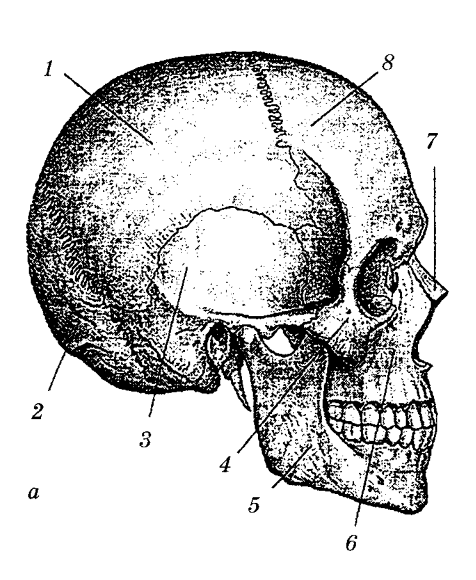
Грудная клетка уплощена в переднезаднем направлении, имеет форму неправильного конуса. Обладает большой прочностью, эластичностью и подвижностью. Это обеспечивается наличием гибких реберных дуг, имеющих хрящевые и костные сегменты. При дыхательных движениях грудная клетка изменяет свои объем и форму.

Грудная клетка может деформироваться при неправильном сидении и некоторых заболеваниях. Так, если школьник, когда пишет, ложится на парту, грудная клетка может сформироваться уплощенной. При рахите грудная клетка приобретает форму «куриной грудки», выступая вперед. Музыканты, играющие на трубе, стеклодувы имеют широкую и выпуклую грудную клетку.

Скелет головы (череп) (рис. 149) образован парными и непарными костями, прочно соединенными с помощью швов. Состоит из двух отделов: лицевого (висцерального) и мозгового (черепной коробки).

Лицевой отдел черепа составляют:

1) *верхнечелюстная кость* — парная, участвует в образовании нижней стенки глазницы, носовой и ротовой полостей, подвисочной и крыловидно-нёбной ямок;
2) *скуловая кость* — парная, наиболее крепкая;
3) *нёбная кость* — парная, участвует в образовании полости носа, рта, глазницы и крыловидно-нёбной ямки;
4) *носовая кость* — парная, образует костную спинку носа;
5) *слезная кость* — тонкая, парная, располагается в области переднего отдела внутренней стенки глазницы, принимает участие в образовании носослезного канала;
6) *нижняя носовая раковина* — парная кость, располагается на боковой стенке носовой полости;
7) *сошник* — непарная костная пластинка, располагается в носовой полости и образует перегородки носовой полости;



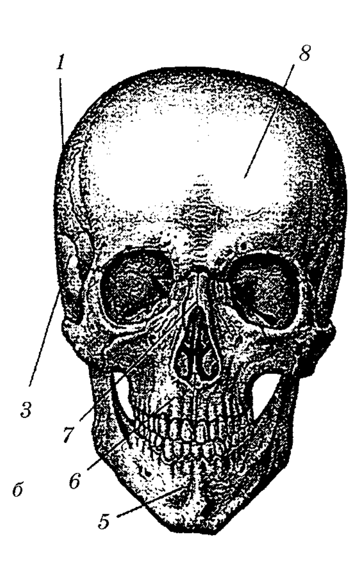


Рис. 149. Череп человека: *а* — вид сбоку; *б* — вид спереди. *1* — теменная кость; *2* — затылочная кость; *3* — височная кость; *4* — скуловая кость; *5* — нижняя челюстная кость; *6* — верхняя челюстная кость; *7* — носовая кость; *8* — лобная кость

8) *нижняя челюсть* — непарная, крепкая, является единственной подвижной костью черепа, которая соединяется с височными костями суставом;
9) *подъязычная кость* — непарная, расположена в области шеи, между нижней челюстью и гортанью.

Функции лицевого отдела: опора начальных отделов дыхательной и пищеварительной систем; костная основа лица.

Мозговой отдел черепа состоит из крыши и основания. Кости плоские, внутренняя поверхность с углублениями, соответствующими извилинам и бороздам мозга. Различают непарные и парные кости мозгового черепа.

Непарные кости:
1) *затылочная кость* — принимает участие в образовании основания черепа и заднего отдела его крыши; имеет большое затылочное отверстие, через которое проходит продолговатый мозг и позвоночные артерии;
2) *лобная кость* — участвует в образовании крыши и основания черепа. Имеет лобную, глазничные и носовую части;
3) *решетчатая кость* — легкая и хрупкая, состоит из двух пластинок: решетчатой пластинки и решетчатого лабиринта. Решетчатая пластинка располагается горизонтально в решетчатой вырезке лобной кости. Она имеет множество отверстий, а в средней плоскости от нее отходит обращенный кверху костный выступ — петушиный гребень, к которому прикрепляется отросток твердой мозговой оболочки. Через отверстие решетчатой пластинки проходят из носовой полости в полость черепа обонятельные нервы;
4) *клиновидная кость* — содержит воздухоносную пазуху, сообщающуюся спереди с носовой полостью. На верхней поверхности пазухи есть углубление — турецкое седло, где располагается гипофиз. Через многочисленные отверстия проходят черепные нервы.

Парные кости черепа:
1) *теменная кость* — составляет центральную часть свода черепа. На ее выпуклой поверхности есть возвышение — теменной бугор. Внутренняя (вогнутая) поверхность теменной кости имеет артериальные и синусоидальные борозды, являющиеся местом кровеносного синуса твердой мозговой оболочки;
2) *височная кость* — принимает участие в образовании основания черепа и крыши. Состоит из трех частей: каменистой (содержит костный лабиринт и формирует внутреннее ухо), чешуйчатой и барабанной;
3) *слуховые косточки* (молоточек, наковальня и стремечко).

Функции мозгового отдела: вместилище и защита головного мозга.

Череп соединен двумя затылочными мыщелками с позвоночником. Кости черепной коробки проходят две стадии развития: *перепончатую*, остатком которой являются роднички: передний (лобный) — самый большой, полностью зарастает на втором году жизни; задний (затылочный) — зарастает вскоре после рождения, и *костную* — после зарастания родничков образуются швы, которые обеспечивают соединение костей черепа.

Скелет конечностей. Скелет верхней конечности состоит из:
1. *Пояса верхних конечностей*, образованного парными лопатками и ключицами. Лопатка — кость треугольной формы, прилежит к задней поверхности грудной клетки. Располагается на уровне от II до VII грудного ребра. Боковой угол лопатки имеет утолщение, на котором находится суставная впадина для соединения с головкой плечевой кости. Ключица — S-образно изогнутая трубчатая кость, расположенная между грудиной и лопаткой. Удерживает плечевой сустав на некотором расстоянии от грудной клетки, обеспечивая большую свободу движений верхней конечности.
2. *Скелет свободной верхней конечности* составляют: плечевая кость — длинная трубчатая, участвует в образовании плечевого сустава; кости предплечья: локтевая и лучевая — длинные трубчатые кости, локтевая расположена со стороны мизинца, а лучевая — со стороны большого пальца. Они участвуют в образовании локтевого и лучевого суставов. Кости кисти включают: 8 костей запястья, расположенных в два ряда (губчатые), 5 костей пясти и 14 фаланг пальцев (четыре пальца имеют по 3 фаланги, большой палец — 2) — короткие, трубчатые.

Скелет нижней конечности состоит из:
1. *Пояса нижних конечностей*, образованного парной тазовой костью.

Тазовая кость до 12—14 лет состоит из соединенных хрящом трех отдельных костей: подвздошной, лобковой и седалищной. Сращенные тела этих костей образуют впадину для головки бедренной кости. Таз представляет собой костное кольцо, внутри которого находится полость (полость таза), содержащая внутренние органы. Сзади кости таза сочленяются с крестцом, спереди — друг с другом, образуя костный таз.

2. Скелет *свободной нижней конечности* составляют:
   Бедренная кость, самая большая и длинная трубчатая кость. На ее верхнем конце располагается головка, которая сочленяется с тазовой костью. Нижний конец бедренной кости утолщен. Он несет на себе два возвышения — мыщелка, при помощи которых бедренная кость сочленяется с большеберцовой костью и надколенником. Надколенник — составная часть коленного сустава. Надколенник представляет собой крупную сесамовидную уплощенную кость округлой формы.
   Кости голени: большеберцовая и малоберцовая. Это длинные трубчатые кости. Большеберцовая кость толще малоберцовой. Верхний ее конец массивный, толстый. Он служит для соединения с мыщелками бедренной кости и с головкой малоберцовой кости. Нижний конец продолжается в уплощенный вырост — медиальную лодыжку. Малоберцовая кость тонкая, длинная, с утолщенными концами, лежит сбоку (латерально) от большеберцовой кости. Верхний конец образует сустав вместе с большой костью. Нижний конец заканчивается латеральной лодыжкой — образуется голеностопный сустав.
   Кости стопы включают: 7 костей предплюсны, расположенных в два ряда, 5 костей плюсны и 14 фаланг пальцев (четыре пальца имеют по 3 фаланги, большой палец — 2) — короткие, трубчатые.

Кости пояса и свободной нижней конечности более массивные и толстые, чем верхней конечности, так как они приспособлены нести на себе тяжесть всего тела.

Мышечная система

Активная часть опорно-двигательного аппарата — мышцы, которые прикрепляются к костям скелета.

Функции мышц:

удерживают положение тела и его частей в пространстве; обеспечивают передвижение тела (бег, ходьба и другие виды движений), перемещают части тела друг относительно друга;
определяют форму и размеры тела; защищают внутренние органы;
осуществляют дыхательные и глотательные движения; участвуют в артикуляции речи и формировании мимики;

вырабатывают тепло; преобразуют химическую энергию в механическую.

В теле человека насчитывают около 600 мышц. Общая масса скелетной мускулатуры в 17—18 лет достигает 40 %, у пожилых людей — 30 %, у спортсменов — 50 % массы тела.

Основные функциональные свойства мышц:

возбудимость — способность быстро отвечать на действие раздражителя возбуждением, в результате чего мышца способна сокращаться;
проводимость — способность к проведению возбуждения от нервных окончаний до сократительных структур мышечных волокон;
сократимость — способность к сокращению, к укорочению или изменению напряжения;
эластичность — способность принимать прежнее положение после растяжения.

Строение мышцы

В мышце различают брюшко, состоящее из поперечно-полосатой ткани (сокращающаяся часть), и сухожильные концы (сухожилия), обеспечивающие прикрепление к костям скелета, коже и органам. Проксимальное сухожилие (находится ближе к срединной оси тела) носит название «головка», дистальное сухожилие обозначают термином «хвост». Артерии и нервы входят в мышцу с ее внутренней стороны. Здесь же из мышцы выходят вены и лимфатические сосуды. Мышца состоит из пучков поперечно-полосатых волокон, объединенных соединительнотканными оболочками, и сверху покрыта плотной фасцией.

Различают два типа мышц:

1. *Гладкие мышцы* — образованы гладкой мышечной тканью, составляют стенки внутренних органов и кровеносных сосудов, иннервируются волокнами вегетативной нервной системы. Сокращения непроизвольные, медленные, характеризуются низкой утомляемостью.
2. *Поперечно-полосатые мышцы* (скелетные) — образованы поперечно-полосатой мышечной тканью (скелетные, мимические), иннервируются волокнами соматической нервной системы. Сокращения произвольные, быстрые.

При сокращении мышца утолщается и укорачивается. Каждая мышца определяет движение только в одном направлении.

Мышцы веретенообразной и лентовидной формы могут быть длинными или короткими, иметь одну или несколько головок. Лентовидные мышцы участвуют в образовании стенок брюшной и грудной полостей. Мышцы, пучки которых прикрепляются к сухожилию с одной стороны, называются одноперистыми, с двух сторон — двуперистыми, с нескольких сторон — многоперистыми. Перистые мышцы располагаются в основном на нижних конечностях (рис. 150).

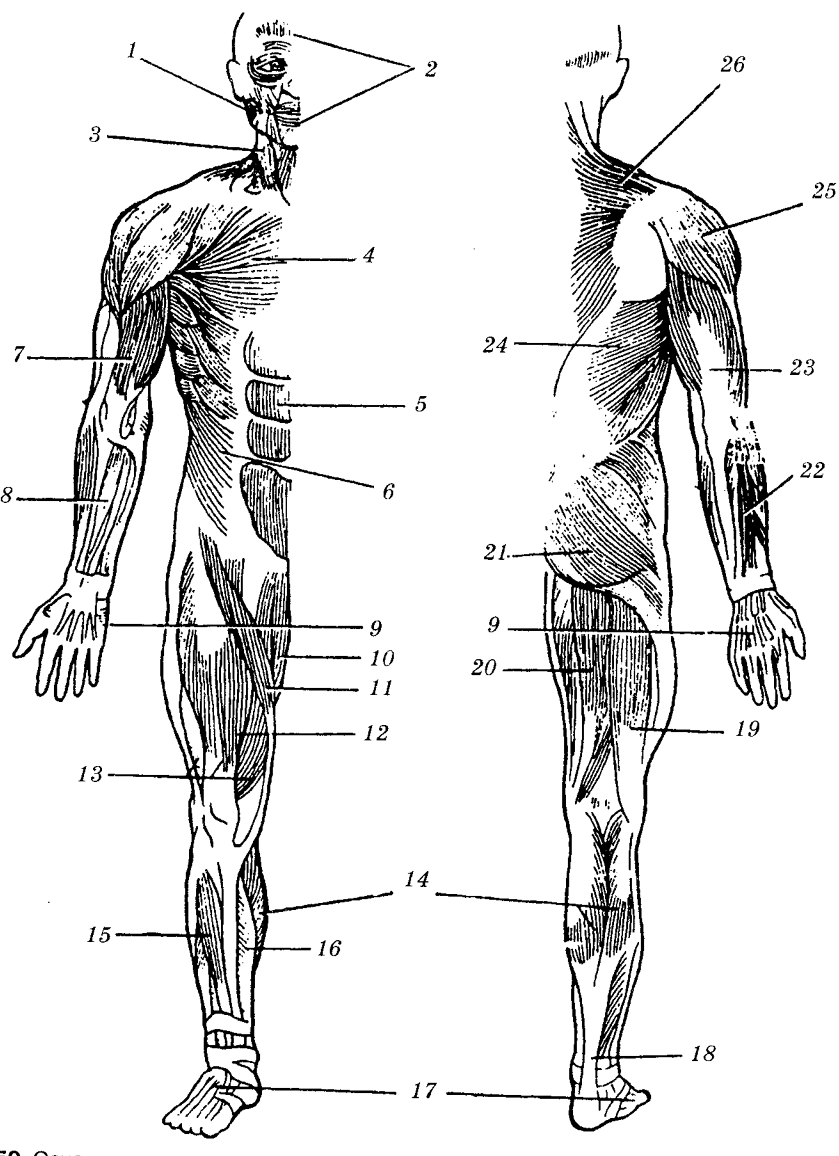


Рис. 150. Основные мышцы человека: *1* — жевательные; *2* — мимические; *3* — грудино-ключично-сосцевидная; *4* — большая грудная; *5* — прямая мышца живота; *6* — косая мышца живота; *7* — двуглавая мышца плеч (бицепс); *8* — сгибатели запястья и пальцев; *9* — мышцы кисти; *10* — стройная; *11* — портняжная; *12* — прямая бедра; *13* — четырехглавая мышца; *14* — икроножная; *15* — передняя большеберцовая; *16* — камбаловидная; *17* — мышцы стопы; *18* — пяточное (ахиллово) сухожилие; *19* — двуглавая бедра; *20* — полусухожильная; *21* — большая ягодичная; *22* — разгибатели запястья и пальцев; *23* — трехглавая мышца плеча (трицепс); *24* — широчайшая мышца спины; *25* — дельтовидная; *26* — трапециевидная

Классификация скелетных мышц

По форме	По строению мышечных волокон	По расположению	По положению в теле	По функциям
Веретено-образные Лентовидные Короткие Длинные Широкие Ромбовидные Зубчатые Круглые Квадратные Двуглавые Трехглавые Четырехглавые Двубрюшные	Одноперистые Двуперистые Многоперистые Круговые (кольцеобразные)	Поверхностные Глубокие Прямые Косые	Мышцы туловища Мышцы головы Мышцы верхних и нижних конечностей	Сгибатели Разгибатели Приводящие Отводящие Сжиматели (сфинктеры) Вращатели Поднимающие Опускающие

По выполняемым функциям различают дыхательные, жевательные, мимические мышцы. По действию на суставы скелета выделяют мышцы: сгибатели и разгибатели; отводящие и приводящие; вращатели.

Основные мышцы туловища: трапециевидная мышца, широчайшая мышца спины, большая грудная мышца, малая грудная мышца, наружные и внутренние межреберные мышцы, диафрагма, наружная косая и прямая мышцы живота, подкожная мышца шеи, грудино-ключично-сосцевидная мышца.

Мышцы головы: мимические (надчерепная мышца, мышца гордецов, круговая мышца глаза, круговая мышца рта, мышца смеха) и жевательные (жевательная и височная мышцы, медиальная и латеральная крыловидные мышцы).

Мышцы верхней конечности: плечевого пояса (дельтовидная мышца) и свободной верхней конечности (двуглавая и трехглавая мышцы плеча).

Мышцы нижней конечности: тазового пояса (большая, средняя и малая ягодичные мышцы) и свободной нижней конечности (четырехглавая мышца бедра, портняжная мышца и трехглавая мышца голени: икроножная и камбаловидная).

Вспомогательные аппараты мышц:

Фасции — соединительнотканные чехлы, которые окружают каждую или группу мышц, разделяют мышечные слои. Функции: устраняют трение мышц друг о друга, служат опорой при сокращении, ограничивают распространение крови и воспалительного процесса.

Синовиальные влагалища образованы синовиальной оболочкой, одна пластинка которой прочно срастается с сухожилием. *Синовиальные* и *слизистые сумки* устраняют трение сухожилий и мышц о костные выступы или другие образования.

Нервная система

Нервная система — группа органов, образованных нервной тканью, обеспечивающих регуляцию целостного организма.

Значение нервной системы:

обеспечение согласованной работы клеток тканей, органов и систем организма в единое целое;

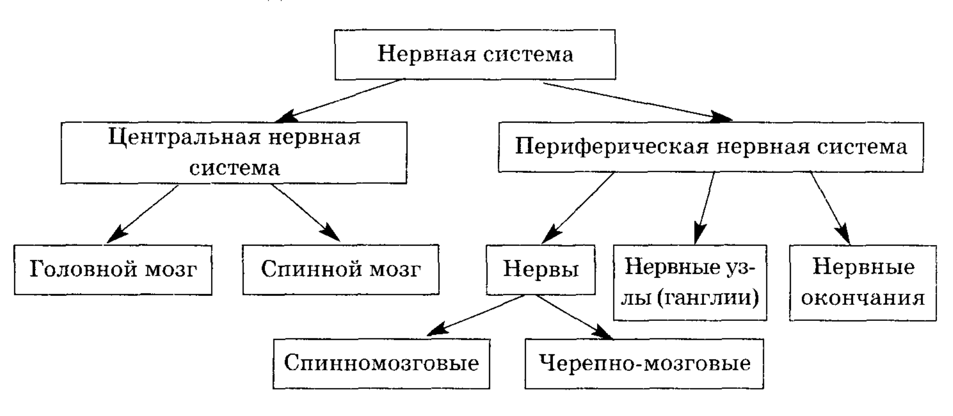
регуляция деятельности всех органов и систем;

осуществление связи организма с внешней средой, приспособление к быстро меняющимся условиям жизни;

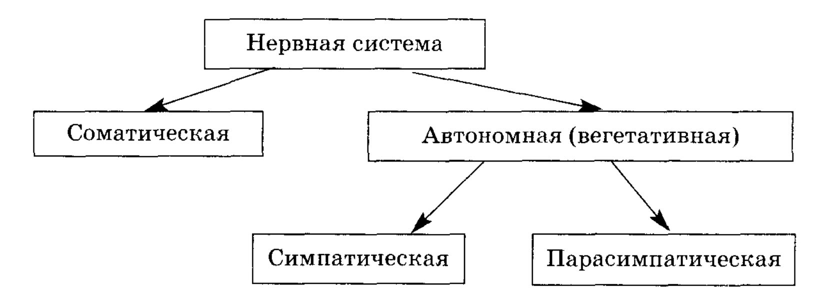
материальная основа сознательной деятельности человека: речь, мышление, поведение.

Классификация нервной системы

I. Анатомическое деление



II. Функциональное деление



Нервная ткань состоит из нейронов и вспомогательных клеток (глиальные клетки, нейроглия; шванновские клетки). Нервные клетки способны воспринимать раздражение, приходить в состояние возбуждения,

вырабатывать и передавать нервные импульсы. Нервные клетки, способные синтезировать биологически активные вещества (медиаторы), называются *нейросекреторными*.

Нейроглия осуществляет опорную функцию, питательную и специфическую защитную функцию. Нервные клетки разных отделов нервной системы отличаются по размерам и форме. В каждой нервной клетке различают тело, отростки и нервные окончани (рис. 151).

Существует два вида отростков:

1. *Аксон* — длинный отросток, который проводит нервные импульсы от тела нервных клеток и передает их на другой нейрон или на клетки работающего органа — мышцы, железы. Все нейроны имеют один аксон.

2. *Дендриты* — сильно ветвящиеся, может быть от одного до 15 дендритов. Они проводят нервные импульсы к телу нервной клетки.

По количеству отростков нейроны разделяются (рис. 152) на *униполярные* (клетки с одним отростком), *биполярные* (клетки с двумя отростками), *мультиполярные* (три и более отростка), *псевдополярные двуотросчатые* (клетки чувствительных узлов, у которых два отростка отходят от выроста тела).

Типы нейронов (по функциям)

Чувствительные (рецепторные, афферентные) — воспринимают раздражение, проводят информацию от поверхности тела или внутренних органов в мозг.

Ассоциативные (вставочные) — осуществляют связь между чувствительными и двигательными клетками, их тела и отростки не выходят за пределы ЦНС; составляют основную массу нейронов ЦНС.

Двигательные (эфферентные) выносящие — проводят нервный импульс от головного и спинного мозга к работающим органам.

Нервная клетка окружена *плазматической мембраной*, которая регулирует транспорт веществ, участвует в образовании контактов (синапсов) между нейронами, является местом электрической активности и действия биологически активных веществ (медиаторов).

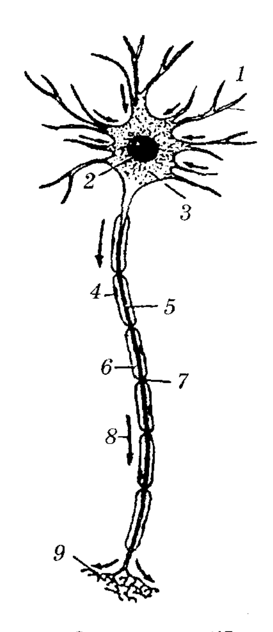


Рис. 151. Схема строения двигательного (мультиполярного) нейрона: *1* — дендрит; *2* — ядро; *3* — тело нервной клетки; *4* — шванновская клетка; *5* — аксон; *6* — меелиновая оболочка; *7* — перехват Ранвье; *8* — направление нервного импульса; *9* — нервное окончание

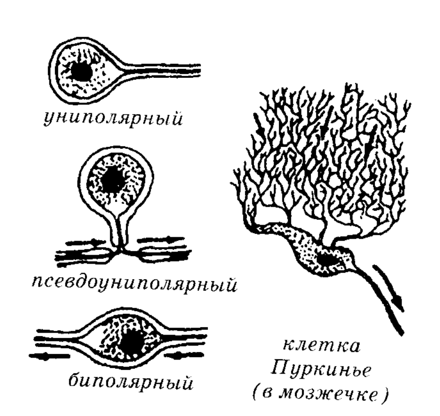


Рис. 152. Типы нейронов (по строению)

Нервные волокна — это отростки нервных клеток, покрытые оболочками. В зависимости от строения оболочек различают: *мякотные* (миелиновые) и *безмякотные* (безмиелиновые) нервные волокна.

Осевой цилиндр нервных волокон состоит из цитоплазмы и нейрофиламентов, снаружи покрыт мембраной, обеспечивающей проведение нервного импульса.

Миелиновые нервные волокна толще, чем безмиелиновые, так как в оболочке имеется миелиновый слой, состоящий из 20—30 слоев мембраны шванновской клетки. Большое содержание фосфолипидов в оболочке обеспечивает электрическую изоляцию, делая возможным прохождение импульса. У маленьких детей оболочки еще не полностью сформированы, поэтому у них наблюдается замедленная реакция и плохая координация движений. Скорость проведения нервного импульса в миелиновых быстрее (5—120 м/с), чем в безмиелиновых (1—2 м/с).

В промежутке между двумя соседними шванновскими клетками миелиновая оболочка нервного волокна прерывается, и образуются перехваты Ранвье. В них происходит движение ионов, которое вызывает «скачки» потенциала действия от одного перехвата до другого в ходе проведения импульса.

В зависимости от выполняемой функции различают три типа нервов:

двигательные (центробежные) нервы — содержат отростки двигательных нейронов;

чувствительные (центростремительные) нервы — содержат отростки чувствительных нейронов;

смешанные нервы, в состав которых входят и чувствительный и двигательный нервные волокна.

Нервные волокна заканчиваются нервными окончаниями в рабочих органах и железах.

Физиологические свойства нервного волокна:

1. Возбудимость — способность воспринимать раздражения и отвечать на них.
2. Проводимость — способность передавать возбуждение.
3. Целостность нервного волокна, т. е. возбуждение распространяется по нервному волокну лишь при сохранении его анатомической и физиологической целостности.
4. Двустороннее проведение возбуждения — возбуждение распространяется в обе стороны нервного волокна.

5. Изолированное проведение нервного импульса — возбуждение не может перейти на другие нервные волокна, находящиеся параллельно в одном и том же нервном стволе.
6. Относительная неутомляемость нервного волокна — способность к проведению возбуждения даже при длительном непрерывном раздражении.

Передача возбуждения нервной клеткой

Передача возбуждения с нервного волокна осуществляется в синапсе — специализированной зоне контакта между нейронами (или нейроном) и другими возбудимыми образованиями (мышца, железа).

В синапсе (рис. 153) различают пресинаптический отдел (концевые утолщения, или бляшки аксона) и постсинаптический отдел (участок мембраны дендрита другого нейрона либо мышечной или железистой клетки). Имеются разные виды синапсов: с химическим, электрическим механизмом передачи возбуждения, а также смешанные синапсы.

Синапсы с химическим механизмом передачи составляют большую часть синаптического аппарата ЦНС человека. У химических синапсов синаптическая щель широкая (10—20 нм) и поэтому обладает большим сопротивлением, препятствующим непосредственному переходу потенциала действия с пре- на постсинаптическую мембрану. Для этого используется химический посредник — медиатор, вырабатываемый телом нейрона и оттуда транспортируемый в окончания его аксона, где он накапливается в пузырьках вдоль внутренней поверхности пресинаптической мембраны. Когда под действием пришедшего к пресинаптической мембране нервного импульса наступает деполяризация, медиаторы синаптических пузырьков выбрасываются путем экзоцитоза в межсинаптическую щель. Обязательным условием для процесса высвобождения медиатора нервным импульсом является присутствие Ca^{+} внутри бляшки аксонов.

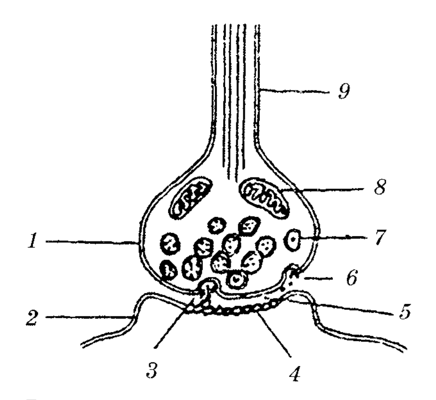


Рис. 153. Схема строения межнейронного синапса: *1* — пресинаптическая мембрана; *2* — постсинаптическая мембрана; *3* — выброс медиатора; *4* — рецепторы для медиатора; *5* — синаптическая щель; *6* — обратное поглощение; *7* — синаптический пузырек; *8* — митохондрия; *9* — аксон (нервное волокно)

Высвобожденный медиатор связывается с рецепторными белками постсинаптической мембраны, вызывая повышение ее проницаемости для Na^{+}. Возникновение потока Na^{+} из синаптической щели через постсинаптическую мембрану ведет к ее деполяризации и вызывает

генерацию возбудительного постсинаптического потенциала — происходит передача нервного импульса.

К *химическим медиаторам относятся*: ацетилхолин, норадреналин, серотонин; аминокислоты — глутаминовая, аспарагиновая, глицин, γ-аминомасляная и другие вещества.

Действие некоторых ядов основано на блокировании синаптической передачи в области нервно-мышечного соединения. Так, действие яда кураре основано на связывании его с рецепторными белками постсинаптической мембраны, что препятствует взаимодействию с ними ацетилхолина.

Синапсы с электрическим механизмом передачи широко распространены в сердечной мышце, гладкой мускулатуре внутренних органов, эпителиальной и железистой тканях. В электрических синапсах ширина синаптической щели мала (2—4 нм). Через нее перекинуты мостики из белковых частиц, образующих своеобразные каналы, способные пропускать из клетки в клетку неорганические ионы и мелкие молекулы. Благодаря этому электрическое сопротивление в таком синапсе очень низкое, что позволяет пресинаптическому потенциалу распространяться на постсинаптическую клетку без угасания.

Отличия: химические синапсы отличаются односторонним проведением от пре- к постсинапсу; в электрическом синапсе чаще двустороннее проведение; химические синапсы обеспечивают как возбуждение, так и торможение постсинаптического нейрона, в то время как электрические — только возбуждение.

Количество синапсов на одном нейроне может быть от единиц до нескольких тысяч.

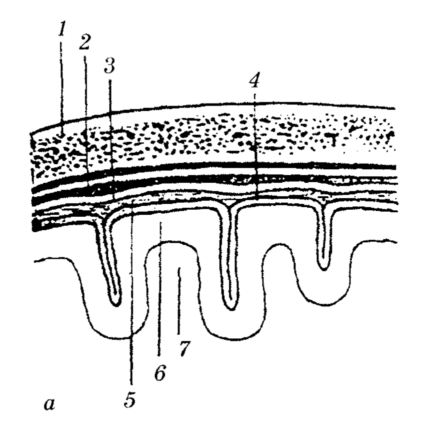
Структурно-функциональные части нервной системы

К центральной нервной системе (ЦНС) относят *головной мозг*, расположенный в полости черепа, и *спинной мозг*, который лежит в позвоночном отделе скелета. Головной и спинной мозг состоят из серого и белого вещества. Серое вещество представляет собой скопление тел нервных клеток и их отростков, а белое — нервных волокон, образующих проводящие пути.

Головной и спинной мозг имеют три мозговые оболочки (рис. 154): *твердая мозговая оболочка* (наружная) — прочная, состоит из плотной соединительной ткани; *паутинная* (средняя); *мягкая*, или сосудистая, оболочка (внутренняя) — содержит большое количество кровеносных сосудов. Проникает во все борозды и желудочки мозга, образуя в них сосудистые сплетения.

Функции мозговых оболочек: *защитная* (от механических повреждений нервной ткани); *барьерная* (от проникновения микробов и других веществ в мозг), *секреторная* (секреция кровеносными сосудами спинномозговой жидкости).

Между паутинной и мягкой оболочками имеется субарахноидальное пространство, заполненное *спинномозговой жидкостью (ликвором)*. Ликвор вырабатывается сосудистыми сплетениями желудочков мозга. По составу похож на плазму. Объем этой жидкости у взрослого человека около 150 мл.



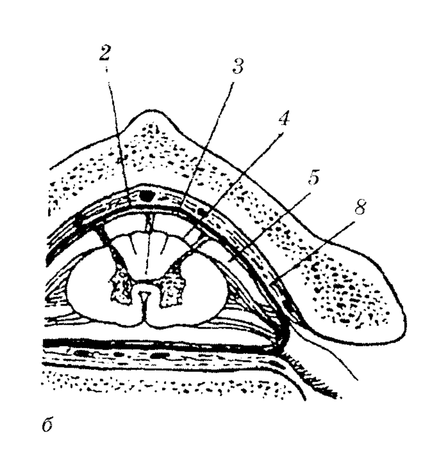


Рис. 154. Схематическое изображение оболочек: *а* — головного мозга, *б* — спинного мозга. *1* — кость свода черепа; *2* — твердая оболочка; *3* — паутинная оболочка; *4* — мягкая болочка; *5* — подпаутинное пространство; *6* — серое вещество; *7* — белое вещество; *8* — жировая ткань с сосудами

Выполняет следующие функции:

1. Участвует в обмене веществ мозга.
2. Создает определенное давление внутри черепа и в позвоночном канале.
3. Выполняет защитную роль, предохраняя мозг от толчков и сотрясений.

Спинной мозг

Это наиболее древний отдел ЦНС позвоночных, поэтому он в большей мере, чем другие отделы ЦНС, сохранил черты древней организации, выражающиеся в метамерном строении (рис. 155).

Спинной мозг расположен в позвоночном канале и имеет вид белого тяжа длиной около 45 см, диаметром около 1 см, вверху переходит в продолговатый мозг, а внизу, на уровне II поясничного позвонка, заканчивается мозговым конусом, переходящим в конечную нить. Имеет два утолщения, образованные скоплением нервных клеток, иннервирующих конечности: шейное и поясничное; разделен двумя бороздами (передней и задней) на правую и левую половины.

Узкий центральный канал спинного мозга окружен *серым веществом* (скопление тел нервных клеток) в виде бабочки. Передние «крылья» серого вещества называются передними рогами, задние «крылья» — задними рогами. В передних рогах серого вещества находятся тела двигательных (центробежных) нейронов, волокна которых образуют *передние корешки* спинномозговых нервов. В задних рогах расположены клетки промежуточных

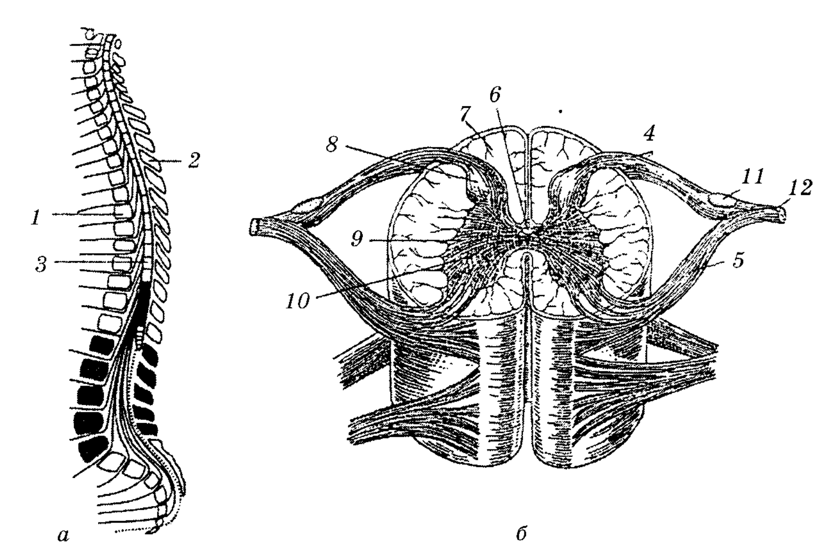


Рис. 155. Строение спинного мозга: *а* — расположение спинного мозга в позвоночном канале (на продольном срезе); *б* — строение сегмента. *1* — тело позвонка; *2* — непарный (остистый) отросток позвонка; *3* — спинной мозг; *4* — задний корешок; *5* — передний корешок; *6* — центральный канал; *7* — белое вещество; *8* — задние рога; *9* — боковые рога; *10* — передние рога; *11* — спинномозговой узел; *12* — спинномозговой нерв

(вставочных) нейронов, осуществляющих связь между центробежными и центростремительными нейронами. *Задний корешок* образован волокнами чувствительных (центростремительных) нейронов, тела которых располагаются в спинномозговых (межпозвонковых) узлах. Через задние, или чувствительные, корешки возбуждение передается с периферии в спинной мозг, а через передние, или двигательные, — от спинного мозга к мышцам и другим органам.

В *боковых рогах* серого вещества спинного мозга (они располагаются на уровне от I грудного до II—III поясничного сегмента спинного мозга) располагаются *вегетативные ядра* симпатической нервной системы.

Основную массу *белого вещества* спинного мозга, лежащего по периферии серого вещества, образуют *проводящие пути*. По этим путям устанавливается связь между различными частями ЦНС и проходят импульсы в восходящем и нисходящем направлениях. В спинном мозге выделяют 31 сегмент. Из каждого сегмента выходят передние и задние корешки, которые сливаются и образуют смешанный спинномозговой нерв (всего 31 пара).

Функции спинного мозга:

1. *Осуществление спинномозговых (врожденных) рефлексов.* В сером веществе спинного мозга замыкаются рефлекторные пути многих двигательных реакций (коленный рефлекс). Спинной мозг иннервирует всю скелетную мускулатуру, кроме мышц головы, которые иннервируются черепными нервами. Здесь же расположены многие центры вегетативной нервной системы. Так, в крестцовом отделе находятся центры мочеиспускания, дефекации и половой деятельности.
2. *Проводниковая функция.* Центростремительные импульсы, поступающие в спинной мозг по задним корешкам, передаются по проводящим путям спинного мозга в вышележащие отделы головного (восходящие пути). В свою очередь, из головного мозга поступают импульсы в спинной мозг (нисходящие пути), которые могут изменять деятельность скелетной мускулатуры и внутренних органов. Чем выше организована нервная система, тем больше зависимость функций спинного мозга от вышележащих отделов ЦНС.

Головной мозг

Головной мозг располагается в полости мозгового черепа (масса около 1500 г, объем около 1500 см^3). Анатомически выделяют следующие отделы: продолговатый, задний (мост и мозжечок), средний, промежуточный и конечный (рис. 156).

Отделы головного мозга, расположенные ближе к спинному мозгу, объединяют под общим названием *ствол мозга* — продолговатый, задний (мост), средний и промежуточный мозг. Сзади к мосту прилежит мозжечок. Ствол составляет самую древнюю часть головного мозга. Здесь проходят нисходящие пути, связывающие конечный мозг со спинным мозгом. Особенности: отсутствие сегментарности, серое вещество распределено в виде ядер, находится ретикулярная формация.

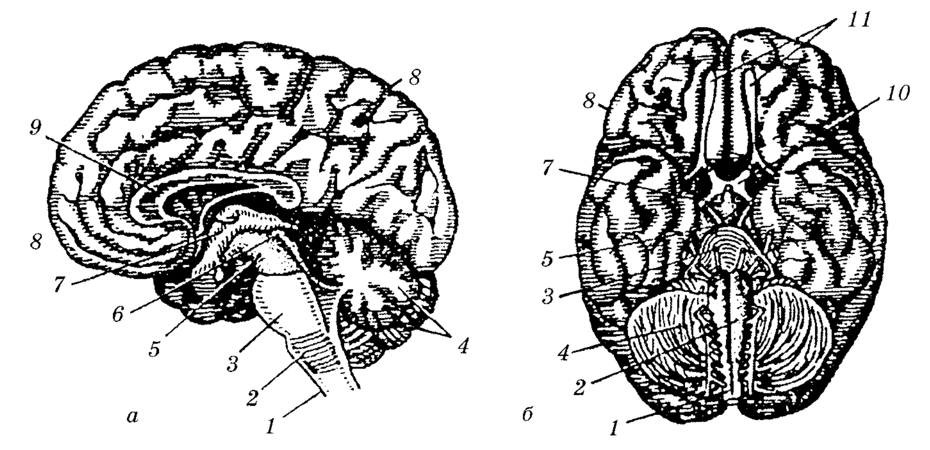


Рис. 156. Строение головного мозга: *а* — продольный разрез; *б* — основание головного мозга. *1* — ствол; *2* — продолговатый мозг; *3* — мост; *4* — мозжечок; *5* — средний мозг; *6* — четверохолмие; *7* — промежуточный мозг; *8* — кора больших полушарий; *9* — мозолистое тело; *10* — перекрест зрительных нервов; *11* — обонятельные луковицы

Конечный мозг, особенно полушария, составляют филогенетически наиболее молодое образование ЦНС (по весу занимают около 80 % от массы головного мозга). Полушария покрыты слоем серого вещества, который называется корой головного мозга и является высшим отделом центральной нервной системы. Отдельные скопления серого вещества называются ядрами и образуют нервные центры. В соответствии с выполняемыми функциями выделяют различные чувствительные центры, центры вегетативных функций, двигательные центры, центры психических функций и т. д.

Функции отделов головного мозга

Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга. Спинномозговой канал расширяется и образует IV желудочек мозга. В сером веществе находятся двигательные и чувствительные ядра некоторых черепно-мозговых нервов.

Функции:

1. Проводящая — волокна белого вещества образуют восходящие (чувствительные) и нисходящие (двигательные) проводящие пути.
2. Рефлекторная — здесь расположены жизненно важные центры регуляции дыхания, кровообращения (тонус сосудов, деятельность сердца), функций пищеварения, обмена веществ. Центры безусловных рефлексов — жевания, сосания, глотания, рвоты, чихания, кашля, моргания. Центры вестибулярных рефлексов — рефлекторное поддержание нормального положения тела в пространстве.

Повреждение продолговатого мозга ведет к смерти вследствие прекращения дыхания или остановки сердца.

Задний мозг состоит из двух отделов:

Варолиев мост располагается впереди продолговатого мозга в виде утолщенного валика. Белое вещество моста составляет восходящие и нисходящие проводящие пути. Серое вещество моста образует ядра черепно-мозговых нервов и собственные ядра.

Функции:

1. Проводящая — волокна белого вещества связывают вышележащие отделы с продолговатым и спинным мозгом.
2. Рефлекторная — здесь расположены центры безусловных рефлексов глотания и мигания. Центры, регулирующие работу мимических и жевательных мышц, движения глаз и др.

Мозжечок располагается позади моста и прикрывает продолговатый мозг. Состоит из двух полушарий, соединенных *червем*. Серое вещество мозжечка располагается на его поверхности в виде коры (слоем 1—2,5 мм), с бороздами и извилинами, а также в виде ядер — в глубине. Белое вещество составляет проводящие пути со средним мозгом, мостом, продолговатым и спинным мозгом.

Функции: координация всех сложных движений; сохранение равновесия тела в пространстве; регуляция позы и мышечного тонуса.

Повреждение мозжечка приводит к нарушению плавности движений, равновесия, тонуса мышц, речь становится отрывистой.

Средний мозг располагается между мостом внизу и промежуточным мозгом вверху. Состоит из ножек мозга и четверохолмия. Полость представлена узким каналом — сильвиевым водопроводом, который сообщается с IV и III желудочками мозга. Через средний мозг проходят все восходящие пути к коре больших полушарий и мозжечку и нисходящие пути, несущие импульсы к продолговатому и спинному мозгу.

Функции:

1. Красное ядро — участвует в рефлекторном поддержании равновесия тела при его движении и регуляции мышечного тонуса.
2. Черная субстанция — участвует в координации сложных двигательных актов: глотания, жевания, тонких движений пальцев рук.
3. Бугры четверохолмия: верхние — первичные зрительные центры, осуществляют ориентировочные рефлексы на световое раздражение; нижние — первичные слуховые центры, осуществляют ориентировочные реакции на звуковое раздражение (движение глаз, поворот головы в сторону раздражителя).

Промежуточный мозг располагается над средним мозгом под большими полушариями мозга. Состоит из двух отделов:

I. Таламус (зрительные бугры) включает два зрительных бугра и коленчатые тела. Через таламус проходят центростремительные импульсы от всех рецепторов организма (за исключением обонятельного), прежде чем они достигнут коры головного мозга. Поступившая информация перерабатывается, получает соответствующую эмоциональную окраску и передается в большие полушария мозга.

Функции таламуса:

1. Подкорковый центр всех видов общей чувствительности (боли, зрения, слуха и др.).
2. Ядра зрительных бугров вместе с лимбической системой больших полушарий участвуют в формировании эмоциональных реакций (гнев, печаль и др.).

II. Гипоталамус (подбугровая область) является главным подкорковым центром регуляции вегетативной нервной системы, всех жизненно важных функций организма. Влияние гипоталамуса осуществляется как через нервную систему, так и через железы внутренней секреции. В нейросекреторных клетках вырабатываются нейросекреты — рилизинг-факторы, которые поступают через кровь к гипофизу. Гипоталамо-гипофизарная система функционирует по принципу обратной связи, деятельность которой зависит от уровня гормонов в крови.

Функции гипоталамуса:

1. Регуляция обмена веществ (центр деятельности желез внутренней секреции).
2. Обеспечение постоянства внутренней среды (гомеостаза).

3. Регуляция температуры тела и потоотделения.
4. Участие в смене сна и бодрствования.
5. Регуляция мотивированного поведения и обеспечение защитных реакций (жажда, голод, насыщение, страх, ярость, удовольствие).

Конечный (передний) мозг — самый крупный по объему, количеству нервных клеток и развитию отдел головного мозга человека. Состоит из:

1) *подкорковых ядер* (полосатого тела), расположенных внутри больших полушарий, между лобными долями и промежуточным мозгом. Функции: координация двигательной активности (при поражении у человека наблюдаются беспрерывные и беспорядочные движения конечностей); регуляция инстинктивного поведения;
2) *коры больших полушарий*, представленной слоем *серого вещества*. Она покрывает всю поверхность больших полушарий слоем 1,5—4,5 мм. В коре выделяют шесть слоев, где размещено свыше 14 млрд клеток, различных по форме, величине и характеру расположения. Между нервными клетками всех слоев коры возникают как постоянные, так и временные связи. Общая поверхность у взрослого человека составляет свыше 1700—2000 $см^2$. Такая большая поверхность коры образовалась за счет развития борозд и извилин. Три самых глубоких борозды (центральная, боковая и теменно-затылочная) делят полушария на четыре доли: лобную, теменную, височную и затылочную (рис. 157). Функции отдельных участков коры неодинаковы, хотя кора больших полушарий функционирует как единое целое. В кору поступают центростремительные импульсы от всех рецепторов организма. Каждому периферическому рецепторному аппарату соответствует в коре своя сенсорная зона, где происходит декодирование нервного импульса в специфическое ощущение. Зрительная зона коры расположена в затылочной доле, слуховая — в височной доле, чувствительная (болевая, температурная, тактильная) — в теменной доле, центры речи и письма — в лобной доле. Самый передний отдел лобной доли участвует в формировании личностных качеств, творческих процессов и влечений.

Контроль за деятельностью внутренних органов осуществляется *лимбической зоной коры* (древняя и старая кора вместе с подкорковыми структурами).

Функции: отвечает за врожденные поведенческие акты и формирование эмоций; обеспечивает гомеостаз и контроль реакций, направленных на самосохранение и сохранение вида; влияет на регуляцию вегетативных функций.

Под корой находится *белое вещество* больших полушарий, которое образует мозолистое тело. Оно состоит из нервных волокон, связывающих кору с расположенными ниже отделами ЦНС, отдельные участки одного и того же полушария, а также симметричные части обоих полушарий.

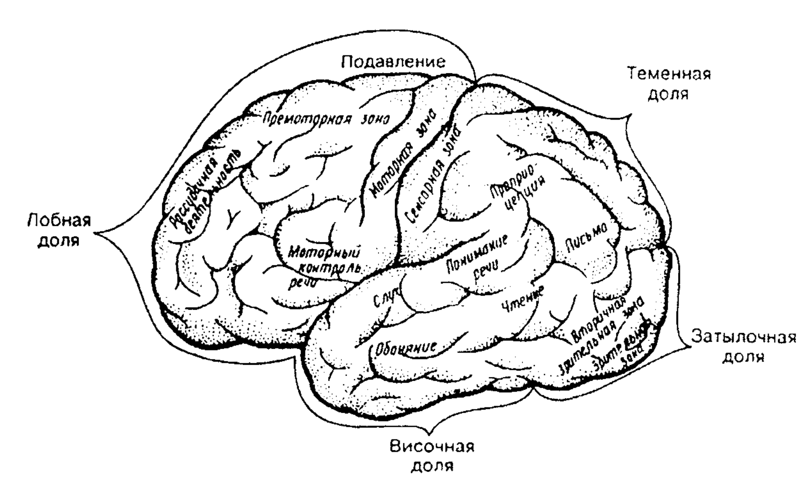


Рис. 157. Функциональные зоны и доли коры головного мозга

Для человека характерна функциональная асимметрия мозга, т. е. специализация полушарий. Левое полушарие отвечает за абстрактно-логическое мышление, здесь находятся центры речи (лучше развито у правшей). Правое полушарие отвечает за образное мышление, художественное и музыкальное творчество (развито у левшей).

Таким образом, полушария головного мозга являются высшим отделом ЦНС, который контролирует, координирует, объединяет отдельные части организма в единое целое, осуществляет регуляцию функций всех органов. В коре замыкаются условно-рефлекторные связи, поэтому она является органом приобретения и накопления жизненного опыта и приспосабливает организм к постоянно меняющимся условиям внешней среды. Кора больших полушарий является материальной основой психической деятельности человека.

Периферическая нервная система

Это — парные нервы, отходящие от головного и спинного мозга, и расположенные по ходу нервов нервные узлы (ганглии), представляющие собой скопления тел нейронов, находящихся вне ЦНС. От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов, от спинного мозга — 31 пара спинномозговых нервов.

Нервы образуют сплетения, от которых отходят крупные нервы, дающие многочисленные ветви к органам и тканям. По анатомическим и функциональным особенностям нервная система условно подразделяется на части:

1. *Соматическая* нервная система — иннервирует поперечно-полосатую скелетную мускулатуру и органы чувств, обеспечивая произвольные двигательные и чувствительные функции, осуществляет

Функции черепно-мозговых нервов

Пара нервов	Название и вид нерва	Место выхода из головного мозга	Функция
I	Обонятельный (чувствительный)	Большие полушария переднего мозга	Передает возбуждение от обонятельных рецепторов к обонятельному центру
II	Зрительный (чувствительный)	Промежуточный мозг	Передает возбуждение от рецепторов сетчатки глаза к зрительному центру
III	Глазодвигательный (двигательный)	Средний мозг	Иннервирует глазные мышцы, обеспечивает движение глаз, сужение зрачка, изменение формы хрусталика
IV	Блоковый (двигательный)	Средний мозг	Иннервирует глазные мышцы, обеспечивает движение глаз
V	Тройничный (смешанный)	Варолиев мост и продолговатый мозг	Передает возбуждение от рецепторов кожи лица (тактильная и температурная чувствительность), передней части головы. Иннервирует жевательные мышцы и мышцы, обеспечивающие глотание
VI	Отводящий (двигательный)	Продолговатый мозг	Иннервирует прямую боковую мышцу глаза, вызывает движение глаз в сторону
VII	Лицевой (смешанный)	Продолговатый мозг	Передает в головной мозг возбуждение от вкусовых рецепторов языка и слизистой оболочки рта. Иннервирует мимическую мускулатуру и слюнные железы
VIII	Слуховой (чувствительный)	Продолговатый мозг	Передает возбуждение от рецепторов внутреннего уха (слуховых и вестибулярных)
IX	Языкоглоточный (смешанный)	Продолговатый мозг	Передает возбуждение от вкусовых рецепторов языка и рецепторов глотки, иннервирует мускулатуру глотки и слюнных желез
X	Блуждающий (смешанный)	Продолговатый мозг	Осуществляет парасимпатическую иннервацию глотки, гортани, органов грудной полости и верхней половины брюшной полости

Окончание

Пара нервов	Название и вид нерва	Место выхода из головного мозга	Функция
XI	Добавочный (двигательный)	Продолговатый мозг	Иннервирует мышцы шеи и затылка, осуществляет движения головы, а также мышц гортани и глотки
XII	Подъязычный (двигательный)	Продолговатый мозг	Иннервирует мышцы языка, вызывает их сокращение

связь организма с окружающей средой и быстрые реакции на ее изменения.

2. *Вегетативная (автономная)* нервная система — иннервирует гладкую мускулатуру внутренних органов, сосудов, кожи, мышцу сердца и железы; управляет деятельностью внутренних органов, участвующих в осуществлении функций питания, дыхания, выделения, и приспосабливает их работу к потребностям организма и условиям внешней среды.

Функции ее не подконтрольны нашему сознанию. Подразделяется на две части: симпатическую и парасимпатическую.

Вегетативная нервная система (рис. 158), как и соматическая, состоит из центральных и периферических образований. Центры (ядра) расположены в области головного и спинного мозга. Периферическая часть включает отходящие от этих центров нервы, узлы и сплетения.

Таким образом, нервная система, разделяясь на центральную и периферическую, соматическую и вегетативную, представляет собой функционально единое целое, так как процессы возбуждения и торможения в самых различных ее частях всегда взаимосвязаны и взаимодействуют друг с другом.

Состав рефлекторной дуги

В основе нервной деятельности лежит рефлекс. *Рефлекс* — это целенаправленная реакция организма на раздражение рецепторов, осуществляющаяся при участии ЦНС. Все раздражения из внешней и внутренней среды воспринимаются рецепторами. Возбуждение от рецепторов передается в ЦНС, а оттуда — к соответствующим органам, вызывая или изменяя их деятельность. Путь, по которому возбуждение распространяется от рецептора до эффектора (ткани, органы, железы), называется рефлекторной дугой.

Рефлекторная дуга (рис. 159, 160) включает следующие элементы: рецептор, воспринимающий раздражение; чувствительный нейрон, отростки которого образуют чувствительное нервное волокно, проводящее возбуждение в ЦНС; вставочные нейроны ЦНС; двигательный нейрон, аксон которого образует эфферентное нервное волокно, проводящее возбуждение к органу; исполнительный орган (эффектор).

Рис. 158. Схема строения вегетативной нервной системы человека: I — шейный; II — грудной; III — поясничный; IV — крестцовый отделы спинного мозга; V — пограничный симпатический ствол

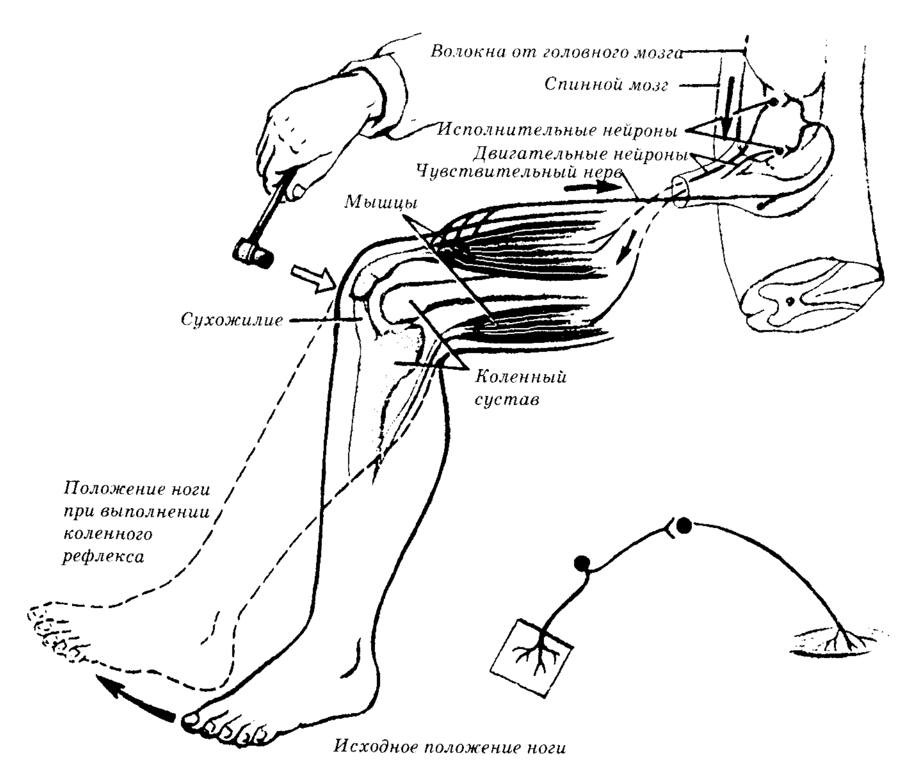


Рис. 159. Простая рефлекторная дуга разгибательного коленного рефлекса

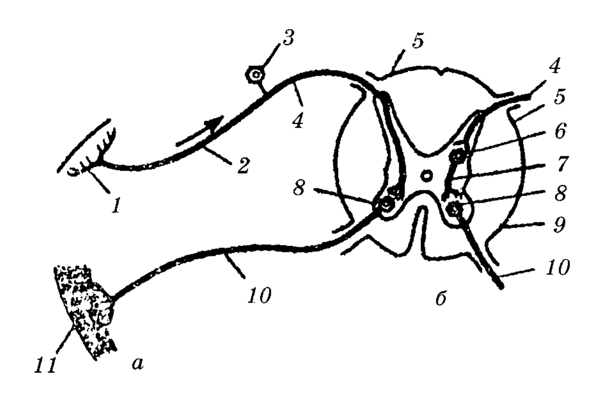


Рис. 160. Рефлекторная дуга: *а* — двухнейронная; *б* — трехнейронная. *1* — рецептор; *2* — чувствительный (центростремительный) нерв; *3* — чувствительный нейрон в спинномозговом ганглии; *4* — аксон чувствительного нейрона; *5* — задние корешки спинномозговых нервов; *6* — вставочный нейрон; *7* — аксон вставочного нерва; *8* — двигательный нейрон в рогах спинного мозга; *9* — спинной мозг; *10* — аксон двигательного (центробежного) нейрона; *11* — рабочий орган

Характеристика вегетативной нервной системы

Симпатическая	Парасимпатическая
Иннервирует все органы и ткани тела — кожу, мышцы, внутренние органы, кровеносные и лимфатические сосуды	Иннервирует только внутренние органы
Включается во время интенсивной работы, требующей затраты энергии	Способствует восстановлению запасов энергии во время сна и отдыха
Центральные отделы в виде ядер расположены в боковых рогах спинного мозга с VIII шейного по II поясничный сегмент	Центральный отдел расположен в стволе головного мозга (ядра черепных нервов) и в боковых рогах крестцовых сегментов спинного мозга
Периферический отдел — парный симпатический ствол, расположенный по сторонам позвоночного столба	Периферический отдел — нервные сплетения, расположенные в стенках органов
Симпатические волокна идут в составе всех черепных и спинномозговых нервов	Парасимпатические волокна идут в составе черепных и тазовых спинномозговых нервов
Существуют самостоятельные нервы: сердечные, сонные и др.; симпатические нервные сплетения (солнечное)	Самостоятельных нервов нет
Медиатором окончаний является норадреналин. Под влиянием: увеличивается ритм и сила сердечных сокращений; сужение сосудов; расширение бронхов и зрачка; снижение секреции желез желудка и кишечника, расслабление гладкой мускулатуры кишечника; усиление слюноотделения	Медиатором окончаний является ацетилхолин. Под влиянием: уменьшается ритм и сила сердечных сокращений; сужается просвет бронхов и зрачка; усиливается легочная вентиляция и желудочно-кишечная перистальтика; усиливается секреция желез желудка, кишечника и поджелудочной железы

Рецепторы, воспринимающие раздражения, делятся на внешние (экстерорецепторы) и внутренние (интерорецепторы).

Экстерорецепторы расположены вблизи поверхности тела, в органах чувств и воспринимают сигналы из окружающей среды (звуковые, световые, обонятельные, вкусовые, температурные, механические раздражения).

Интерорецепторы расположены во внутренних органах, в сосудах, мышцах, сухожилиях, связках. Они воспринимают сигналы о состоянии и деятельности органов и об изменениях, происходящих во внутренней среде организма.

Высшая нервная деятельность

ВНД — это деятельность высших отделов центральной нервной системы (ЦНС), обеспечивающая наиболее совершенное приспособление человека к внешней среде.

Основные положения о рефлекторной деятельности мозга были высказаны И. М. Сеченовым в его работе «Рефлексы головного мозга». Однако современные представления о ВНД созданы И. П. Павловым, который, исследуя условные рефлексы, обосновал механизмы приспособления организма к изменяющимся условиям внешней среды.

Деятельность коры головного мозга человека и высших животных определена И. П. Павловым *как высшая нервная деятельность*, представляющая собой *условно-рефлекторную функцию коры головного мозга.*

Поведение человека связано с условно-безусловной рефлекторной деятельностью. На основе безусловных рефлексов (со второго месяца после рождения) у ребенка вырабатываются условные рефлексы. По мере его развития, общения с людьми и влияния внешней среды в большом полушарии головного мозга постоянно возникают временные связи между различными их центрами.

Всю совокупность рефлекторных реакций делят на две группы: безусловно- и условно-рефлекторные.

Инстинкты — это совокупность безусловных рефлексов, определяющих некоторые формы поведения, например забота животных о потомстве.

Условия образования условных рефлексов:

сочетание действия условного рефлекса с действием безусловного раздражителя, которое должно повторяться много раз;

начало действия условного раздражителя (звонок) должно предшествовать действию безусловного (пища);

безусловный раздражитель должен быть сильнее условного по биологической значимости;

бодрствующее состояние коры больших полушарий;

отсутствие посторонних раздражителей.

Механизм образования условного рефлекса

Рассмотрим слюноотделительный рефлекс на звуковое раздражение. Электрический звонок включают до и в момент кормления. Если этот раздражитель повторять, то вырабатывается условный слюноотделительный рефлекс, в результате отделение слюны будет происходить в ответ на включение только звонка, без приема пищи.

Если условия внешней среды становятся постоянными, то образуются автоматические навыки, в основе которых лежит комплекс условных рефлексов (например, управление машиной, игра на музыкальном инструменте, чтение и т. д.).

Биологическое значение условных рефлексов — это приспособление организма к постоянно меняющимся условиям среды.

Возбуждение и торможение условных рефлексов

Впервые процесс торможения в центральной нервной системе открыл И. М. Сеченов. И. П. Павлов, изучая процесс коркового торможения,

Характеристика рефлексов

Безусловные рефлексы	Условные рефлексы
Врожденные	Приобретенные организмом в течение жизни
Видовые	Индивидуальные
Жизнь без них, как правило, невозможна	Способствуют выживанию
Осуществляются в ответ на безусловный раздражитель	Осуществляются в ответ на любое воспринимаемое организмом раздражение; формируются на базе безусловных рефлексов
Имеют готовые и постоянные рефлекторные дуги	Не имеют готовых и постоянных рефлекторных дуг; их дуги временные и формируются при определенных условиях
Относительно постоянные, мало изменяющиеся в течение жизни	Непостоянные, могут вырабатываться и исчезать
Не поддаются торможению	Возможно как внешнее, так и внутреннее торможение
Независимы от внешней среды	Изменяются под влиянием внешней среды — адаптируются
Осуществляются на уровне спинного мозга, ствола мозга и подкорковых ядер (т. е. рефлекторные дуги проходят отделы ЦНС)	Осуществляются за счет деятельности коры головного мозга (т. е. рефлекторные дуги проходят через кору больших полушарий)
Являются основой инстинктивного поведения	Являются основой формирования навыков
Примеры: пищевые (жевание, сосание, глотание, отделение слюны), оборонительные (мигание, чихание, кашель), ориентировочные, половые и др.	Примеры: слюноотделение у собаки в ответ на условный раздражитель (свет) в опытах И. П. Павлова; дрессировка животных, индивидуальные привычки человека и др.

показал, что в коре больших полушарий мозга протекают два взаимосвязанных процесса — возбуждение и торможение. Оба процесса участвуют в формировании условного рефлекса. Различают два вида коркового торможения:

1) *безусловное (внешнее и запредельное). Внешнее торможение* происходит при действии на организм постороннего раздражителя, при этом в коре полушарий возникает внешний очаг возбуждения, вызывающий торможение существующего (например, сильный шум на улице). *Запредельное торможение* происходит при действии постороннего, очень сильного (чрезмерного) раздражителя, например болевого. Этот вид торможения является врожденным, не требует выработки, может возникать в других отделах нервной системы;
2) *условное (внутреннее торможение)* бывает двух видов: *угасание* и *дифференцировка*. *Угасание* развивается постепенно, если действие условного сигнала (бутылочка с соской) не подкрепляется безусловным раздражителем (пища). *Дифференцировка* — способность отличать похожие сигналы (кошка реагирует на приход домой хозяйки, а не гостей).

Внимание — это произвольный процесс, осуществляющийся при участии процессов условного торможения. Особенности: устойчивость (способность сопротивляться утомлению и отвлечению) и способность быстро переключать внимание.

Учение о двух сигнальных системах

Психическая деятельность, сознание, способность к мышлению развились в ходе трудовой деятельности человека. Основываясь на развитии речевой функции у людей, И. П. Павлов создал учение о первой и второй сигнальных системах.

Сигнальные системы

I сигнальная система	II сигнальная система
Имеется у животных и человека	Имеется у человека
Анализ и синтез непосредственных, конкретных сигналов, предметов и явлений внешнего мира, идущих от реакции органов чувств	Получение информации, поступившей к человеку в виде символов (слов, знаков, формул)
Обеспечивает конкретное мышление	Обеспечивает абстрактное мышление

Типы высшей нервной деятельности

У человека имеются индивидуальные особенности высшей нервной деятельности. Различия определяются взаимоотношениями процессов возбуждения и торможения, которые И. П. Павлов взял за основы для классификации типов высшей нервной деятельности. Выделяют четыре основных типа высшей нервной деятельности:

1. *Сильный неуравновешенный тип* — процессы возбуждения преобладают над процессами торможения (высокий уровень работоспособности).
2. *Сильный уравновешенный тип* — уравновешенность возбуждения и торможения, высокая подвижность.
3. *Сильный уравновешенный инертный тип* — преобладание процессов возбуждения, низкая подвижность (замкнутый переход из состояния возбуждения в торможение или наоборот).

4. *Слабый тип* — преобладают процессы торможения над возбуждением (быстрая утомляемость и малая работоспособность).

Типы нервной системы, выделенные И. П. Павловым, соответствуют *классификации темпераментов человека*, предложенной врачом Древнего мира Гиппократом 2500 лет назад. По типу темперамента разделяют людей:

1. *Холерик* — неуравновешенный, легко возбудимый.
2. *Сангвиник* — уравновешенный, с подвижной нервной системой.
3. *Флегматик* — уравновешенный, спокойный, инертный.
4. *Меланхолик* — мрачный, подавленный.

Сознание — это высшая форма обобщенного отражения человеком окружающей действительности и своего собственного мира (осознание собственного «я»). Оно определяет целенаправленное поведение человека с учетом накопленного опыта, а также приспособление организма к окружающей среде. Материальной формой возникновения сознания является язык. Сознание определяет внимание, способность сосредоточиться, оценить и прогнозировать свое поведение. Сознание формируется в результате взаимодействия между структурами коры и подкорки.

Главное отличие ВНД человека — *мышление и речь*, которые появились в результате трудовой деятельности.

Мышление — компонент познавательной деятельности, характеризующийся обобщенным отражением действительности. За счет мышления определяется сущность предметов и явлений. В основе мышления лежит процесс образования ассоциаций разной сложности. Различают элементарное (конкретное) мышление и абстрактное. Элементарное присуще животным и человеку; абстрактное присуще только человеку, развивается в связи с речью и возможностью обобщения материала.

Благодаря *слову* возникли обобщенные понятия и представления, способность к логическому мышлению.

Слово — раздражитель, вызывает у человека большое количество условных рефлексов. На них базируются обучение, воспитание, выработка привычек, трудовые навыки.

Слово — символ предмета, явления; может быть обобщающим и абстрактным; отображает информацию из внешнего мира, то есть является «сигналом сигналов» (по И. П. Павлову). Ребенок учится общаться с помощью слов в возрасте от одного до пяти лет. «Маугли», ребенок, воспитанный животными и попавший в человеческое общество после пяти лет, как правило, не овладевает человеческой речью.

Речь — это высшая функция ЦНС, важный механизм интеллектуальной деятельности, форма общения людей.

Виды речи:

- видимая (письменная) — обусловлена работой височных и теменной долей;
- слышимая (устная) — обусловлена работой височной доли левого полушария;
- произносимая (вслух, про себя, артикуляция) — обусловлена работой лобной доли и височной доли левого полушария.

Память — это запоминание, сохранение и последующее воспроизведение человеком ранее пережитых им чувств, мыслей и образов ранее воспринятых предметов и явлений.

Процессы памяти

К процессам памяти относятся:

Запоминание — происходит закрепление нового материала путем связывания его с приобретенным ранее.

Сохранение — определяется степенью участия материала в деятельности личности, то есть важностью для человека.

Воспроизведение — происходит актуализация закрепленного материала путем извлечения его из долговременной памяти и передача в память оперативную.

Наибольшего развития память достигает к 25 годам и сохраняется до 50 лет. Затем способность запомнить и вспомнить постепенно идет на убыль.

Повторение — одно из важных условий запоминания. Для улучшения запоминания необходимо выделение основных мыслей, использование иллюстраций, составление планов, схем, таблиц.

Виды памяти

1. По характеру психической активности:
   - *Двигательная* — запоминание и воспроизведение движений (обучение спортивным навыкам: игра в теннис, плавание и др.).
   - *Эмоциональная* — сохранение пережитых человеком чувств (сочувствие другим людям).
   - *Смысловая* — запоминание, сохранение и воспроизведение прочитанных, услышанных или произнесенных слов (запоминание стихотворений).
   - *Образная* — запоминание зрительных и звуковых образов (картины природы, музыкальные мелодии).
2. По характеру целей деятельности:
   - *Непроизвольная* — запоминание и воспроизведение без специальной цели (жизненный опыт человека).
   - *Произвольная* — запоминание и воспроизведение, в которой присутствует специальная цель (профессиональные знания).
3. По продолжительности сохранения и закрепления материала:
   - *Кратковременная* — короткое сохранение и быстрое воспроизведение материала после однократного восприятия (механизм накопления опыта). Вид кратковременной памяти — оперативная — осуществление важных действий в данный момент (чтение, списывание).

Долговременная — длительное сохранение материала после многократного его повторения и воспроизведения (накопление профессиональных знаний).

Эмоции — это форма психического переживания, которая отражает субъективное отношение. Различают два типа эмоций: положительные (радость) и отрицательные (гнев, страх, тревога). Эмоциональную настроенность и мотивации (побуждение) контролируют лимбическая система, гипоталамус и высшие центры регуляции эмоций (лобная и височная кора больших полушарий мозга).

Сон — это периодическое функциональное состояние человека, характеризующееся отсутствием целенаправленной деятельности и активных связей с окружающей средой. Во время сна активность мозга не уменьшается, а перестраивается.

Продолжительность сна зависит от возраста человека и его физиологического состояния (у новорожденных — 21 ч, у взрослых — 7—8 ч). Третью часть жизни человек проводит во сне: спит 25 из 75 лет.

Существуют разные стадии сна. За время ночного сна у человека наблюдается от трех до пяти периодических смен медленного и быстрого сна, во время которых изменяются физиологические нормы организма и психические процессы мозга.

Медленный сон («ортодоксальный») наступает после засыпания, длится 60—90 мин. При этом снижается обмен веществ и активность сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной и выделительной систем, мышцы расслабляются, температура понижается.

Сновидения отражают процессы мышления и пересказ событий прошедшего дня, они абстрактны и познавательны. Может происходить разговор во сне, возникают ночные страхи у детей и снохождение (лунатизм).

Быстрый сон («парадоксальный») наступает после медленного сна, длится 10—15 мин. При этом активизируется деятельность внутренних органов: учащается пульс, дыхание, повышается температура, сокращаются глазодвигательные (глаза быстро двигаются), мимические мышцы и мышцы конечностей.

В мозге происходит возбуждение нейронов затылочных долей, появляются эмоциональные сновидения со зрительными, звуковыми и обонятельными образами. Происходит классификация и упорядочение поступившей за день информации. Лишение человека «парадоксального» сна приводит к расстройствам памяти и психическим заболеваниям. И. М. Сеченов называл сновидения «небывалыми комбинациями бывалых впечатлений».

Органы чувств

Органы чувств — это органы восприятия раздражений, идущих из окружающей и внутренней среды. К ним относятся органы осязания, зрения, слуха, вкуса и обоняния. Получение от органов чувств информации

о состоянии и изменении внешней и внутренней среды обеспечивают анализаторы. Учение об анализаторах было создано И. П. Павловым.

Анализаторы — комплекс структур нервной системы, осуществляющих восприятие и анализ информации в соответствующих отделах мозга.

Отделы анализатора: *периферический отдел* (рецепторы), *проводниковый отдел* (чувствительные нервы), *центральный отдел* (чувствительные зоны коры больших полушарий).

Рецепторы — это окончания чувствительных нервов или клеточные образования, воспринимающие внешние воздействия (физические, химические, механические) или изменения внутренней среды организма.

Свойства рецепторов: высокая *возбудимость*; высокая *чувствительность*; *специфичность* (рецептор реагирует только на соответствующие для него воздействия); *порог раздражения*, т. е. определенная сила и длительность воздействия раздражителя; функциональная *лабильность*, т. е. возбудимость рецепторов не постоянна; *адаптация* (привыкание) рецепторов, проявляется в снижении чувствительности к постоянно действующим раздражителям.

Виды рецепторов

Экстерорецепторы — органы чувств, воспринимающие воздействия внешней среды.

Контактные: воспринимающие тепло, холод (терморецепторы); боль, прикосновение и давление (тактильные); сладкое, кислое, соленое (вкусовые). Дистантные: реагирующие на свет (фоторецепторы), звуки (фонорецепторы), запахи (обонятельные).

Проприорецепторы — улавливают изменения в состоянии опорно-двигательного аппарата и воспринимают сокращение мышечных волокон, натяжение сухожилий, связок и суставных капсул.

Интерорецепторы — располагаются во внутренних органах, стенках кровеносных, лимфатических сосудов; воспринимают химический состав, давление тканей и жидкостей в организме.

Функции анализаторов: обнаружение и восприятие сигналов рецепторами; преобразование и кодирование сигналов в нервный импульс; передача сигналов по проводящим путям; анализ и опознание сигнала с использованием предыдущего «жизненного опыта».

Орган зрения

Это важнейший из органов чувств, обеспечивающий человеку до 90 % информации. Представляет собой периферическую часть зрительного анализатора, находится в глазницах черепа. Состоит из глазного яблока (глаза) и вспомогательного аппарата (глазные мышцы, веки, брови, слезные железы).

Глазное яблоко (рис. 161) имеет шаровидную форму, покрыто тремя оболочками:

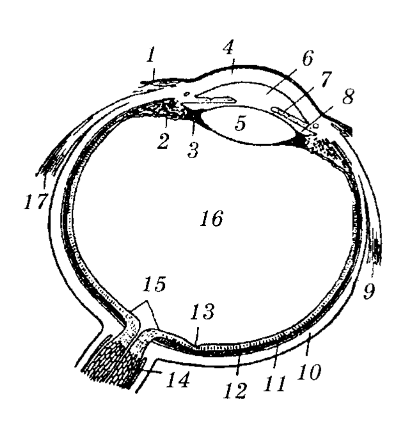


Рис. 161. Горизонтальный разрез глазного яблока: *1* — конъюнктива; *2* — ресничное тело; *3* — связка, с помощью которой хрусталик прикреплен к ресничному телу; *4* — роговица; *5* — хрусталик; *6* — передняя камера глаза; 7 — радужная оболочка; *8* — задняя камера глаза; *9,17* — мышца глазного яблока; *10* — склера; *11* — собственно сосудистая оболочка; *12* — сетчатая оболочка; *13* — желтое пятно; *14* — зрительный нерв; *15* — диск зрительного нерва; *16* — стекловидное тело

1. *Наружная (фиброзная,* или *склера)* — толстая, плотная, состоит из двух отделов. Передний отдел занимает $^1/_5$ поверхности глазного яблока; образован прозрачной, выпуклой кпереди роговицей. Роговица лишена кровеносных сосудов и обладает высокими светопреломляющими свойствами. Задний отдел — белочная оболочка из плотной волокнистой соединительной ткани.
2. *Средняя (сосудистая)* — состоит из трех отделов:

собственно сосудистая оболочка занимает большую заднюю часть глаза. Она тонкая, богата сосудами, содержит пигментные клетки;

ресничное тело имеет вид валика, состоящего из ресничных отростков, прикрепляющихся к капсуле хрусталика по его экватору, и ресничной мышцы, при сокращении которой изменяется натяжение волокон, регулируется кривизна хрусталика (аккомодация), изменяя его преломляющую силу;

радужная оболочка (радужка) — передняя часть сосудистой оболочки. Имеет вид диска с отверстием (зрачком) посередине. Своим наружным краем радужка переходит в ресничное тело, а внутренним, свободным, ограничивает отверстие зрачка. В соединительной основе радужки находятся сосуды, гладкие мышечные и пигментные клетки. От количества и глубины залегания пигмента зависит цвет глаз — карий, черный (при наличии большого количества пигмента), голубой, зеленоватый (если пигмента мало). Пучки гладких мышечных клеток имеют двоякое направление и образуют мышцу, расширяющую зрачок (радиальные), и мышцу, суживающую зрачок (кольцевые). Диаметр зрачка изменяется от 2 до 8 мм, регулируя таким образом поток света. За зрачком находится хрусталик — двояковыпуклая линза диаметром около 9 мм. Вещество хрусталика бесцветное, прозрачное, плотное, сосудов и нервов не имеет. Покрыт прозрачной капсулой, которая при помощи ресничного пояска соединяется с ресничным телом.

Между роговицей и радужной оболочкой глаза располагается передняя камера глаза, между радужкой и хрусталиком — задняя камера глаза. Обе камеры заполнены водянистой жидкостью. Оттекает водянистая влага из задней камеры в вены на границе роговицы и белочной оболочки глаза. Полость глазного яблока заполнена стекловидным телом (прозрачное желеобразное межклеточное вещество). Стекловидное тело не имеет кровеносных сосудов, обеспечивающих поддержание формы глаза и внутриглазного давления.

3. *Внутренняя (сетчатая оболочка,* или *сетчатка)* представляет светочувствительный слой, покрывает заднюю часть глазного яблока. Состоит из нескольких слоев клеток:

пигментный слой эпителия, прилегающий к сосудистой оболочке;

фоторецепторный слой, участвующий в поглощении света, попадающего в глаз. Фоторецепторы преобразуют энергию света в нервные импульсы и делятся на два вида:

палочки (около 120 млн) — рецепторы сумеречного света, содержащие светочувствительный пигмент *родопсин*, воспринимают информацию о форме и освещенности предмета;

колбочки (6—7 млн) — рецепторы яркого света, содержащие пигмент *йодопсин*, обеспечивают цветное зрение (чувствительны к красному, зеленому и синему цвету);

ганглиозный слой нервных клеток, прилежащий к стекловидному телу (аксоны клеток этого слоя, выходя из полости глазного яблока, образуют зрительный нерв).

В задней части сетчатки выделяются слепое и желтое пятна. *Слепое пятно* является местом выхода из глазного яблока зрительного нерва. Здесь сетчатка не содержит светочувствительных элементов. *Желтое пятно* находится в области заднего полюса глаза. Это самое чувствительное к свету место сетчатки. Середина его углублена и получила название *центральной ямки*. Линию, соединяющую середину переднего полюса глаза с центральной ямкой, называют *оптической осью глаза*. Для лучшего видения глаз устанавливается так, чтобы рассматриваемый предмет и центральная ямка находились на одной оси.

Вспомогательные органы глаза

Эти органы выполняют защитно-приспособительную роль. К ним относятся веки, брови, ресницы, мышцы глазного яблока, слезные железы.

Брови предохраняют глаза от пота, который может стекать со лба. *Ресницы*, расположенные на свободных краях век, защищают глаза от пыли. *Веки* (верхнее и нижнее) образуют подвижную защиту глаза. Каждое веко снаружи покрыто кожей, изнутри выстлано тонкой соединительнотканной пластинкой (конъюнктивой), которая с века переходит на глазное яблоко. Между веками и глазом имеется узкая щель — верхний и нижний

конъюнктивальные мешки. При открывании и закрывании век наружная часть роговицы увлажняется и очищается.

Слезный аппарат включает слезную железу и слезовыводящие пути. Слезная железа расположена в верхней части глазницы. Слезная жидкость из железы поступает в верхний конъюнктивальный мешок и омывает всю переднюю поверхность глазного яблока, предохраняя роговицу от высыхания. У медиального угла глаза на верхнем и нижнем веках видны слезные точки — отверстия слезных канальцев, открывающихся в слезный мешок. Из этого мешка через носослезный канал слезная жидкость поступает в полость носа. Если слезной жидкости очень много (при плаче), слеза не успевает уходить в слезный мешок и через край нижнего века стекает на лицо.

Глазодвигательный аппарат включает шесть поперечно-полосатых мышц: четыре прямые (верхняя, нижняя, медиальная и латеральная) и две косые (верхняя и нижняя). Все эти мышцы, а также мышца, поднимающая верхнее веко, начинаются в глубине глазницы вокруг зрительного канала, идут вперед и прикрепляются к глазному яблоку. При сокращении соответствующих мышц глаза могут поворачиваться вверх или вниз, вправо или влево.

Глаз преломляет параллельные лучи света, фокусирует их строго на сетчатке. Если преломляющая сила роговицы или хрусталика ослаблена, то лучи света сходятся в фокусе позади сетчатки. Такое явление называют *дальнозоркостью*. При дальнозоркости человек хорошо видит далеко отстоящие предметы и плохо — расположенные вблизи. При повышенной преломляющей силе прозрачных сред глаза лучи света сходятся в одной точке не на сетчатке, а перед ней. При этом развивается *близорукость*, при которой человек хорошо видит близко расположенные предметы, а удаленные — плохо. И дальнозоркость, и близорукость исправляются с помощью очков с двояковыпуклыми или двояковогнутыми линзами.

Зрительный анализатор

Возникший в палочках и колбочках нервный импульс передается биполярным клеткам, а затем ганглиозным нейроцитам. Аксоны ганглиозных клеток, собираясь вместе в области слепого пятна, формируют зрительный нерв, который направляется в полость черепа. На нижней поверхности мозга правый и левый зрительные нервы образуют частичный перекрест. В зрительном перекресте на другую сторону переходят только те нервные волокна зрительного нерва, которые идут от медиальной части сетчатки. Таким образом, позади зрительного перекреста в составе зрительного тракта идут нервные волокна от латеральной (височной) части сетчатки «своего» глаза и медиальной (носовой) части сетчатки другого глаза. Далее нервные волокна идут к подкорковым зрительным центрам — латеральному коленчатому телу и верхним холмикам пластинки четверохолмия среднего мозга. Из подкорковых центров зрения зрительные импульсы направляются в корковый центр зрения — кору затылочной доли мозга, где происходит высший анализ зрительных восприятий.

Зрение двумя глазами (бинокулярное зрение) дает возможность видеть рельефное изображение предметов, глубину их расположения, оценивать расстояние, на котором они находятся. При рассмотрении какого-либо предмета правый глаз видит его больше с правой стороны, левый — с левой стороны. В то же время человек эти два изображения воспринимает как одно. Бинокулярное зрение возможно благодаря тому, что изображение возникает на идентичных, соответствующих друг другу, участках сетчатки правого и левого глаза.

Работая сообща, объединяя зрительную информацию, оба глаза обеспечивают стереоскопическое (объемное) зрение, которое позволяет получить более точные представления о форме, величине и глубине расположения предметов.

Орган слуха и равновесия

Орган слуха (рис. 162) — воспринимает звуковые воздействия и состоит из трех частей: наружного, среднего и внутреннего уха. Среднее и внутреннее ухо расположены в пирамиде височной кости, наружное — вне ее.

К *наружному уху* относят ушную раковину и наружный слуховой проход. Ушная раковина улавливает звуки и направляет их в наружный слуховой проход. Построена она из покрытого кожей эластического хряща. Наружный слуховой проход представляет собой узкую изогнутую трубку,

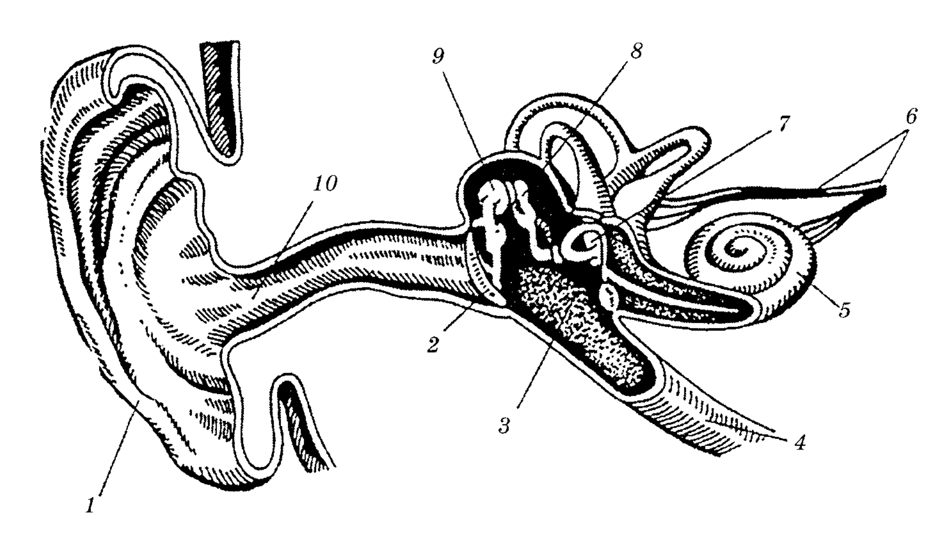


Рис. 162. Строение слухового аппарата: *1* — ушная раковина; *2* — барабанная перепонка; *3* — среднее ухо; *4* — слуховая труба (евстахиева); *5* — улитка; *6* — слуховой нерв; *7* — стремечко; *8* — наковальня; *9* — молоточек; *10* — наружный слуховой проход

снаружи — хрящевую, в глубине — костную. Длина его у взрослого человека около 35 мм, диаметр просвета 6—9 мм. Кожа наружного слухового прохода покрыта редкими тонкими волосками. В просвет прохода открываются протоки желез, вырабатывающих секрет — ушную серу. Волоски и ушная сера выполняют защитную функцию — предохраняют слуховой проход от проникновения в него пыли, насекомых и микроорганизмов.

На границе между наружным и средним ухом натянута тонкая упругая барабанная перепонка (ее толщина около 0,1 мм, диаметр 9—11 мм), покрытая снаружи истонченной кожей. Изнутри, со стороны барабанной полости среднего уха, барабанная перепонка покрыта слизистой оболочкой. Барабанная перепонка при действии звуковых волн колеблется, передавая колебания на слуховые косточки среднего уха, а через них во внутреннее ухо, где они воспринимаются соответствующими рецепторами.

Среднее ухо располагается внутри каменистой части височной кости, в ее пирамиде. Состоит из барабанной полости и слуховой трубы, соединяющей эту полость.

Барабанная полость лежит между барабанной перепонкой и внутренним ухом. По форме барабанная полость представляет собой выстланную слизистой оболочкой щель, которую сравнивают с поставленным на ребро бубном. В барабанной полости располагаются три подвижные слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко. Молоточек вплетен рукояткой в барабанную перепонку, а другой стороной сочленяется с наковальней. В свою очередь, длинный отросток наковальни сочленяется с головкой стремечка. Стремечко подвижно соединено с овальным окном, отделяющим барабанную полость от преддверия внутреннего уха. Слуховые косточки соединены друг с другом при помощи подвижных суставов. Колебания барабанной перепонки через молоточек передаются наковальне, а от нее стремени, которое через овальное окно колеблет жидкость в полостях внутреннего уха.

Слуховая труба (евстахиева) соединяет барабанную полость с глоткой. Изнутри слуховая труба выстлана слизистой оболочкой. Длина слуховой трубы 35 мм, ширина — 2 мм. Значение слуховой трубы очень велико. Поступающий по трубе из глотки в барабанную полость воздух уравновешивает давление воздуха на барабанную перепонку со стороны наружного слухового прохода. Так, например, при взлете самолета или его снижении резко меняется давление воздуха на барабанную перепонку, что проявляется в «закладывании ушей». Глотательные движения, при которых действием мышц глотки слуховая труба растягивается, и воздух активнее поступает в среднее ухо, устраняют эти неприятные ощущения.

Внутреннее ухо расположено в пирамиде височной кости между барабанной полостью и внутренним слуховым проходом. Во внутреннем ухе находятся звуковоспринимающий аппарат и вестибулярный аппарат. У внутреннего уха выделяют костный лабиринт — систему костных полостей и перепончатый лабиринт, находящийся в костных полостях и повторяющий их формы.

Стенки каналов перепончатого лабиринта построены из соединительной ткани. Внутри каналов (полостей) перепончатого лабиринта находится жидкость, получившая название эндолимфа. Жидкость, омывающую перепончатый лабиринт снаружи и располагающуюся в узком пространстве между стенками костного и перепончатого лабиринта, называют перилимфой.

У костного лабиринта, а также у расположенного внутри его перепончатого лабиринта выделяют три отдела: улитку, полукружные каналы и преддверие. Улитка принадлежит только звуковоспринимающему аппарату (органу слуха). Полукружные каналы являются частью вестибулярного аппарата. Преддверие, находящееся между улиткой спереди и полукружными каналами сзади, относится и к органу слуха, и к органу равновесия, с которыми оно анатомически связано.

Звуковоспринимающий аппарат внутреннего уха

Костное преддверие, образующее среднюю часть лабиринта внутреннего уха, имеет в латеральной его стенке два отверстия, два окна: овальное и круглое. Оба этих окна сообщают костное преддверие с барабанной полостью среднего уха. Овальное окно закрыто основанием стремени, а круглое — подвижной эластичной соединительнотканной пластинкой — вторичной барабанной перепонкой.

Улитка, в которой находится звуковоспринимающий аппарат, по форме напоминает речную улитку (рис. 163). Она представляет собой спирально изогнутый костный канал, образующий 2,75 завитка вокруг своей оси. Основание улитки обращено к внутреннему слуховому проходу. Внутри изогнутого костного канала улитки проходит перепончатый улитковый

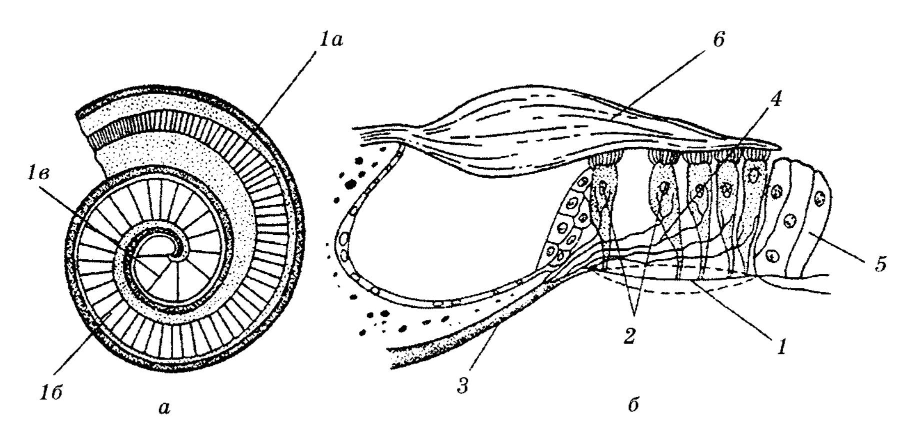


Рис. 163. Слуховая улитка: *а* — слуховая улитка в разрезе; *б* — кортиев орган. *1* — волоконца слуховой улитки: *1а* — короткие; *1б* — средние; *1в* — длинные; *2* — слуховые рецепторы — волосковые клетки; *3* — слуховой нерв; *4* — окончания слухового нерва; *5* — опорные клетки; *6* — покровная мембрана

проток, содержащий внутри эндолимфу. Улитковый проток имеет три стенки. Наружная стенка костная, две другие стенки образованы соединительнотканными пластинками — мембранами. Эти две мембраны идут от середины улитки к наружной стенке костного канала, который они делят на три узких, спирально изогнутых канала: верхний, средний и нижний. Средний канал является улитковым протоком, верхний называется лестницей преддверия (вестибулярной лестницей), нижний — барабанной лестницей. И лестница преддверия, и барабанная лестница заполнены перилимфой. Лестница преддверия берет начало возле овального окна, затем спирально проходит до вершины улитки, где через узкое отверстие переходит в барабанную лестницу. Барабанная лестница, также спирально изгибаясь, заканчивается у круглого отверстия, закрытого эластичной вторичной барабанной перепонкой.

Внутри улиткового протока, на его основной мембране располагается *звуковоспринимающий аппарат — спиральный (кортиев) орган*. Кортиев орган состоит из трех-четырех рядов рецепторных клеток, общее число которых достигает 24 тыс. Каждая рецепторная клетка имеет от 30 до 120 тонких волосков — микроворсинок, которые свободно заканчиваются в эндолимфе. Над волосковыми клетками на всем протяжении улиткового протока расположена подвижная покровная мембрана, свободный край которой обращен внутрь протока, другой край прикреплен к основной мембране.

Человеческое ухо воспринимает звуки в значительных пределах: от 16 до 20 000 колебаний звуковых волн в секунду. У старых людей ухо способно воспринимать не более 13 000—15 000 колебаний в секунду. Чем старше человек, тем меньше колебаний звуковых волн улавливает его ухо.

Колебания барабанной перепонки передаются слуховым косточкам, движения которых вызывают вибрацию перепонки овального окна. Движения овального окна колеблют перилимфу в лестнице преддверия и барабанной лестнице. Колебания перилимфы передаются эндолимфе в улитковом протоке. В движениях основной мембраны и эндолимфы покровная мембрана внутри улиткового протока с определенной силой и частотой касается микроворсинок рецепторных клеток, которые приходят в состояние возбуждения — возникает рецепторный потенциал (нервный импульс).

Слуховой нервный импульс с рецепторных клеток передается следующим нервным клеткам, аксоны которых образуют слуховой нерв. Далее импульсы по волокнам слухового нерва поступают через продолговатый мозг, четверохолмие среднего мозга и ядра таламуса к подкорковым слуховым центрам, в которых слуховые импульсы воспринимаются не сознательно. Осознание восприятия звуков и высший их анализ происходит в корковом центре слухового анализатора, который находится в височной зоне коры.

Орган равновесия (вестибулярный аппарат)

Расположен этот орган во внутреннем ухе, участвует в поддержании равновесия, необходимого для ориентации тела человека в пространстве.

Вестибулярный аппарат состоит из двух частей: костного преддверия и трех полукружных протоков (каналов). В костном преддверии и полукружных каналах располагается перепончатый лабиринт, заполненный эндолимфой. Между стенками костных полостей и повторяющим их форму перепончатым лабиринтом имеется щелевидное пространство, содержащее перилимфу. Перепончатое преддверие, имеющее форму двух мешочков, сообщается с перепончатым улитковым протоком. В перепончатый лабиринт преддверия открываются отверстия трех перепончатых полукружных каналов — переднего, заднего и латерального, ориентированных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Передний, или верхний, полукружный канал лежит во фронтальной плоскости, задний — в сагиттальной плоскости, наружный — в горизонтальной плоскости. Один конец каждого полукружного канала имеет расширение — ампулу. На внутренней поверхности перепончатых мешочков преддверия и ампул полукружных каналов имеются участки, содержащие чувствительные клетки, воспринимающие положение тела в пространстве и нарушение равновесия.

На внутренней поверхности перепончатых мешочков располагается отолитовый аппарат. В каждом мешочке имеются возвышения, называемые пятнами. Пятна, ориентированные в разных плоскостях, состоят из скопления рецепторных клеток. На поверхности этих клеток, имеющих волоски, располагается мембрана, которая содержит кристаллы углекислого кальция ($CaCO_3$) — отолиты.

В ампулах перепончатых полукружных каналов скопления рецепторных волосковых клеток имеют вид складок, получивших название *ампулярных гребешков*.

Чувствительные рецепторные клетки мешочков и гребешков ампул полукружных каналов чутко реагируют на любые изменения положения тела в пространстве. Любое изменение положения тела вызывает движение студенистой мембраны. Это движение воспринимается волосковыми рецепторными клетками, и в них возникает нервный импульс.

Чувствительные клетки пятен мешочков воспринимают земное притяжение и вибрационные колебания. В ответ на возбуждение вестибулярных рецепторов рефлекторно изменяется тонус скелетных мышц, в необходимом направлении меняется положение головы и всего тела.

Известно, что при повреждении вестибулярного аппарата появляется головокружение, человек теряет равновесие. Повышенная возбудимость чувствительных клеток вестибулярного аппарата вызывает симптомы морской болезни и другие расстройства.

Во время изменения положения тела отолитовая мембрана надавливает на волоски рецепторных клеток, что приводит к их возбуждению,

а в полукружных каналах рецепторные клетки раздражаются движением эндолимфы. Возбуждение от рецепторных клеток передается по волоскам вестибулярной ветви слухового нерва через ядра продолговатого мозга в мозжечок, далее через таламус в постцентральную извилину коры больших полушарий.

Органы обоняния и вкуса

Ощущения вкуса и запаха связаны с действием химических веществ на специфические чувствительные клетки органов вкуса и обоняния. Восприятие вкуса и различных запахов является одним из наиболее эволюционно ранних видов чувствительности и играет важную роль в жизни человека. Вкус и запахи дают ценную информацию о качестве пищи, окружающей среды, влияют на эмоциональное состояние человека и на его поведение.

Вкусовой анализатор — представлен вкусовыми рецепторами, расположенными на вкусовых почках. Каждая вкусовая почка состоит из 10—30 клеток, несущих на своей поверхности микроворсинки (до 40—50). Вкусовые почки (около 3000) располагаются в слизистой оболочке языка, мягкого нёба, зева, глотки и надгортанника. Особенно много вкусовых почек в области кончика и боковых поверхностей языка, в его нитевидных, грибовидных, листовидных и желобоватых сосочках. На вершине луковицы находится отверстие — вкусовая пора. Вкусовые рецепторы реагируют только на растворенные вещества и делятся на группы:

горький вкус воспринимают рецепторы корня языка;
сладкий вкус — рецепторы верхушки языка;
кислый и соленый — рецепторы боковых поверхностей.

На возникновение вкусовых ощущений оказывают влияние также обонятельные, болевые и температурные рецепторы полости рта. При насморке, когда обоняние подавлено, вкус пищи ощущается плохо.

Возбуждение от вкусовых рецепторов передается в виде нервных импульсов на нервные окончания чувствительных нейронов лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов. По центростремительным отросткам этих нейронов вкусовые нервные импульсы поступают в ядра продолговатого мозга, далее в таламус. Центральным звеном вкусового анализатора является кора больших полушарий, где находится центр вкуса и происходит расшифровка вкусовой информации (в области центральной извилины и основания височной доли).

Обоняние. Человек ощущает запах вещества даже при незначительном его содержании в воздухе. Рецепторы, воспринимающие различные запахи, находятся в слизистой оболочке верхней и нижней части средней носовой раковины. Здесь располагается обонятельный эпителий, состоящий из рецепторных и опорных клеток. Для возникновения субъективного ощущения у человека необходимо одновременное возбуждение 40 рецепторов. При вдохе молекулы пахучих веществ попадают в полость носа, растворяются в слизи и оседают на обонятельном эпителии, раздражая

реснички чувствительных клеток. Чувствительность обонятельной зоны очень велика. Для возбуждения одной обонятельной клетки достаточно одной молекулы пахучего вещества. У большинства животных обоняние намного острее, чем у человека.

Центральные отростки обонятельных клеток (их аксоны) выходят из слизистой оболочки и образуют обонятельный нерв, идущий к мозгу через верхнюю стенку полости носа. Центральным отделом обонятельного анализатора является кора обонятельного бугорка и гиппокампа. Обонятельные импульсы поступают также в подкорковые ядра, поэтому обонятельные ощущения имеют эмоциональную окраску.

Кожа

Кожа образует наружный покров тела человека, площадь которого составляет 1,5—2,0 $м^2$.

Функции кожи: защита от внешних воздействий, терморегуляционная (орган теплоотдачи); рецепторная; дыхательная; выделительная; депо крови; синтез витамина Д.

Строение кожи (рис. 164). Кожа состоит из трех слоев: наружного — эпидермиса, среднего — собственно кожи, внутреннего — подкожно-жировой клетчатки. Толщина кожи в разных местах различная: от 0,5 до 4 мм. Под кожей имеется жировая ткань — подкожная жировая клетчатка.

Эпидермис образован многослойным плоским ороговевающим эпителием. Наиболее толстый слой эпидермиса у кожи подошв, ладоней. Тонкий слой эпидермиса имеет кожа век, шеи, груди, бедра, плеча. Поверхностный слой эпидермиса ороговевает и обновляется в течение семи — девяти дней. В клетках глубокого слоя эпидермиса содержится пигмент меланин, от количества которого зависит цвет кожи. Имеются чувствительные нервные окончания, а также его производные — ногти, волосы.

Собственно кожа, или *дерма*, образована соединительной тканью и подразделяется на два слоя: сосочковый и сетчатый, между которыми нет четкой границы. Сосочковый слой состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани. Он образует выпячивания — сосочки, вдающиеся в эпидермис и формирующие

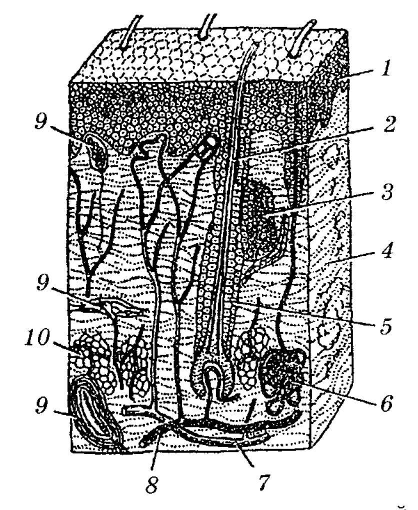


Рис. 164. Строение кожи (поперечный срез): *1* — эпидермис; *2* — волос; *3* — сальная железа; *4* — собственно кожа; *5* — эпителиальное корневое влагалище; *6* — потовая железа; *7* — кожная артерия; *8* — кожная вена; *9* — нервное окончание; *10* — жировая клетчатка

строго индивидуальный рисунок кожной поверхности — бороздки, гребешки. Сетчатый слой дермы состоит из плотной соединительной ткани. В сетчатом слое находятся корни волос, потовые и сальные железы. Волокна сетчатого слоя переходят в подкожную основу.

Подкожно-жировая клетчатка содержит жировую ткань, являющуюся жировым депо организма и играющую роль в терморегуляции. Ее толщина зависит от образа жизни, питания и обмена веществ. Наличие подкожной основы делает кожу подвижной.

Производные кожи. К ним относят волосы, ногти, железы кожи.

Волосы бывают *щетинистые* (брови, ресницы, волосистая часть головы) и *пушковые*, расположенные на большинстве участков кожного покрова. Волос состоит из корня и стержня. *Стержень* выступает над кожей, а *корень* волоса заканчивается расширением — волосяной луковицей и находится в волосяной сумке. К волосяной сумке корня прикрепляется мышца, поднимающая волос. В сумку корня волоса открывается сальная железа. Волос живет от нескольких месяцев до 2—3 лет. Волосы состоят из плоских роговых чешуек, содержащих кератин и пигментные зерна. С возрастом количество пигмента в волосах уменьшается, появляются пузырьки воздуха — волосы седеют.

Ногти представляют собой роговые пластинки, лежащие в ногтевых ложах. Ногтевые пластинки образованы роговыми чешуйками, плотно прилежащими друг к другу, содержащими кератин. С боков и со сторон корня ногти прикрыты кожными валиками. Кожа ногтевого ложа богата кровеносными сосудами и нервными окончаниями.

К *железам* кожи относят потовые, сальные и молочные железы. Железы кожи участвуют в регуляции теплообмена и выделении некоторых продуктов обмена.

Потовые железы имеют трубчатую форму. Расположены потовые железы в глубоких отделах кожи. Особенно много потовых желез в коже ладоней и подошв, в подмышечной и паховой области. Общее количество потовых желез достигает 2,5 млн. Секрет этих желез (пот) содержит 98 % воды и 2 % органических и неорганических веществ (мочевину, мочевую кислоту, некоторые соли), которые в качестве продуктов обмена удаляются из организма через кожу. При испарении усиливается теплоотдача. Температура тела при этом понижается.

Сальные железы располагаются на границе между сосочковым и сетчатым слоями дермы. На ладонях и подошвах сальных желез нет. Протоки сальных желез открываются в волосяные сумки. Кожное сало служит смазкой для эпидермиса и волос, предохраняет их от воды, микроорганизмов, смягчает кожу.

Молочные железы по своему происхождению являются видоизмененными потовыми железами. У мужчин молочные железы остаются недоразвитыми. У женщин интенсивное развитие молочных желез происходит с началом полового созревания, что связано с гормональной функцией половых желез — яичников. Железы расположены на передней грудной

стенке на уровне II—IV ребра. На середине железы имеется сосок, на вершине которого находятся 10—15 точечных отверстий, куда открываются выводные протоки железы. Молочная железа состоит из 15—20 долей, отделенных друг от друга прослойками соединительной ткани. Доли представляют собой трубчато-альвеолярные железы, протоки которых открываются на вершине соска. Каждая доля состоит из железистых долек, разрастающихся во время беременности и в период кормления.

Кожный анализатор

Каждое воздействие воспринимается специальными рецепторами, чувствительными окончаниями, расположенными в коже на различной глубине. Рецепторы отличаются друг от друга формой и строением. Распределены рецепторы неравномерно; их много в коже кончиков пальцев рук, ладоней, подошв, губ, наружных половых органов. Намного меньше рецепторов в коже спины.

Прикосновение и *давление* (тактильная чувствительность) воспринимают примерно 500 000 рецепторов. Это механорецепторы, к которым принадлежат свободные нервные окончания, проникающие в эпидермис и воспринимающие давление, и несвободные (инкапсулированные — имеющие капсулу). К несвободным чувствительным нервным окончаниям относят расположенные в собственно коже крупные пластинчатые тельца Пачини и осязательные тельца Мейсснера. Чувства осязания и давления позволяют не только узнавать предметы, но и определять их форму, размеры, характер материала, из которого эти предметы сделаны. Наиболее чувствительными к прикосновению и давлению участками кожи являются кончик языка и пальцы.

Температурное чувство (чувство холода и тепла) воспринимают разные рецепторы. Одни из них возбуждаются действием холода на концевые нервные тельца (колбы Краузе), другие — действием тепла на луковицеобразные тельца Маццони. Холодовые рецепторы, проникающие между клетками эпидермиса, расположены более поверхностно (0,17 мм), чем тепловые (0,3 мм). Холодовых рецепторов намного больше (около 250 000), чем тепловых (около 30 000). Кожа конечностей (особенно открытые места) менее чувствительна, чем кожа туловища (закрытые места). Известно, что рецепторы, воспринимающие температурные воздействия, приспосабливаются к изменению температуры окружающей среды.

Чувство боли воспринимается специальными рецепторами свободными нервными окончаниями. Число болевых рецепторов в коже человека очень велико, примерно 100—200 на 1 см^2 кожной поверхности. Общее число таких рецепторов достигает 2—4 млн. Рецепторы боли составляют 25—40 % от всех рецепторных образований. Место возникновения боли человек определяет довольно точно.

Чувство боли воспринимают и нервные окончания в слизистых и серозных оболочках, во внутренних органах. Чувство боли может возникнуть

не только в поврежденном органе, но и в других частях тела, например в определенных участках кожи. Такие боли называют иррадиирующими.

Болевые ощущения имеют большое значение как сигналы об опасности. При этом включаются защитные механизмы.

Нервные импульсы, возникающие в рецепторах кожи, поступают в спинной мозг, в его чувствительные и двигательные центры, которые участвуют в образовании автоматических, подсознательных, защитных, оборонительных рефлексов на уровне сегментов спинного мозга (например, отдергивание руки при ожоге или уколе). Одновременно чувствительные импульсы от кожных рецепторов (через чувствительные ядра задних рогов спинного мозга и черепных нервов по проводящим путям) направляются к центральному отделу — нейронам задней центральной (постцентральной) извилины. В коре полушарий большого мозга происходит высший анализ, сознательное восприятие всех тех чувств (тактильных, температурных, болевых), которые воспринимаются соответствующими кожными рецепторами.

Внутренняя секреция

Организм человека — сложная система, состоящая из большого количества органов, выполняющих различные специализированные функции. Для того чтобы все органы и системы функционировали как единое целое, необходимы связи и регуляция. В процессе эволюции сформировалось два вида связи, два типа регуляции: *нервная* и *гуморальная*. Гуморальная регуляция осуществляется за счет химических веществ, образующихся в организме в процессе его жизнедеятельности. Продуцируют их эндокринные органы или железы внутренней секреции.

Изучением эндокринной системы занимается *эндокринология* (от греч. *endon* — внутри; *krino* — отделять, выделять; *logos* — учение) — наука о гуморальной регуляции функций организма, ее общих принципах и закономерностях.

В организме существует два типа желез: экзокринные — железы внешней секреции и эндокринные — железы внутренней секреции.

Экзокринные — это железы, имеющие выводные протоки и выделяющие свои секреты (ферменты и другие биологически активные вещества) на поверхности тела или в полость тела.

Выводные протоки, выходящие на поверхность тела, имеют потовые, сальные, слезные и половые железы.

Выводные протоки, открывающиеся в полости тела, имеют слюнные железы, печень; поджелудочная железа; железы желудка и кишечника.

Эндокринные — это железы, не имеющие выводных протоков и выделяющие вырабатываемые ими гормоны непосредственно в кровь или лимфу (рис. 165).

Железы внутренней секреции разделяют на группы:

1. Железы со смешанной функцией, осуществляющие внутреннюю и внешнюю секрецию: половые железы, поджелудочная железа.
2. Железы, осуществляющие только внутреннюю секрецию: гипофиз, эпифиз, щитовидная железа, паращитовидная железа, надпочечники, вилочковая железа (тимус).
3. Временные железы внутренней секреции: плацента, желтое тело.

Регуляция деятельности желез осуществляется нервной системой и некоторыми гормонами. Гормоны, образуясь в клетках железы, поступают непосредственно в кровеносные сосуды, снабжая железы, усиливая или ослабляя при этом деятельность различных органов.

Совокупность основных желез внутренней секреции, согласованная деятельность которых обеспечивает (совместно с нервной системой) регуляцию всех жизненно важных функций организма, называется *эндокринной системой*.

Гормоны (от греч. *hormáo* — привожу в движение, побуждаю) — это биологически активные вещества, выделяемые железами внутренней секреции и оказывающие регулирующее влияние на функции органов и систем. Одна и та же железа может выделять различные гормоны.

Свойства гормонов:

1. Дистантность действия (орган, на который действуют гормоны, может быть расположен далеко от желез).
2. Действие только на живые клетки.
3. Высокая биологическая активность.
4. Действие в очень низких концентрациях.

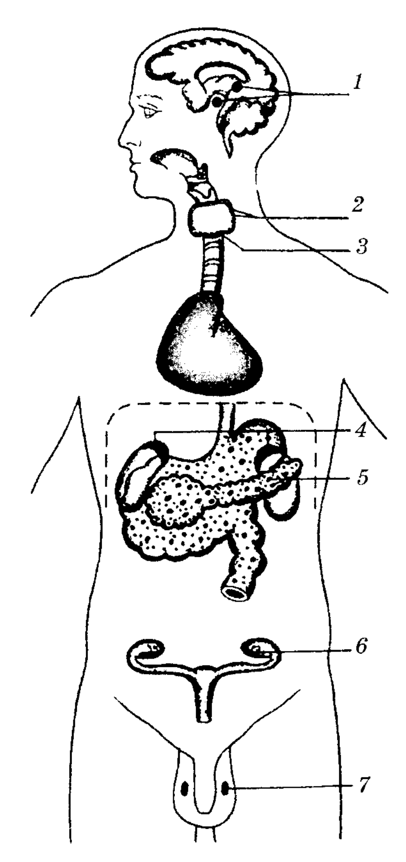


Рис. 165. Расположение эндокринных желез в теле человека: *1* — гипофиз и эпифиз; *2* — паращитовидные железы; *3* — щитовидная железа; *4* — надпочечники; *5* — панкреатические островки; 6 — яичник; *7* — яичко

Железы внутренней секреции

Железы	Расположение	Строение	Гормоны	Воздействие на организм		
				Норма	Гиперфункция (избыточное действие)	Гипофункция (недостаточное действие)
Гипофиз (центральная железа внутренней секреции)	В промежуточном мозге под гипоталамусом (в углублении костного выступа на верхней стороне клиновидной кости по форме турецкого седла)	Мозговой придаток, связанный с гипоталамусом. Размеры небольшие: от 1 до 1,5 см, масса 0,5 г. Состоит из трех долей: передняя и средняя доли (объединяются под общим названием аденогипофиз), задняя доля (нейрогипофиз)	Передняя доля. Соматотропный гормон (гормон роста)	Влияет на рост организма в молодом возрасте; стимулирует белковый синтез, активность окисления жиров; влияет на углеводный и кальциево-фосфорный обмен	В молодом возрасте вызывает гигантизм (рост более 2 м). У взрослых — болезнь акромегалию (т. е. усиленный рост костей лицевого отдела черепа, кистей, стоп)	Карликовость (нанизм, рост 120—130 см) — задержка роста при нормальном умственном развитии и пропорции тела
			Регуляторные: Адренокортикотропный (кортикотропин, АКТГ)	Регулирует функцию коры надпочечников	Синдром Кушинга — разрастание коры надпочечников (ожирение, головные боли, истерия)	Мышечная слабость, вялость; снижение сопротивляемости организма; понижение артериального давления; желудочно-кишечные расстройства
			Тиреотропный (тиреотропин, ТТГ)	Регулирует функцию щитовидной железы	Гипертрофия сердечной мышцы и развитие сердечной недостаточности	Нарушение обмена веществ; ожирение; понижение артериального давления; понижение температуры тела
			Гонадотропные (лютеинизирующий, ЛГ и фолликулостимулирующий, ФСГ)	Регулируют функцию половых желез, усиливают образование мужских и женских половых гормонов	Усиление гормональной активности половых желез	Нарушение овуляции и образования желтого тела; развитие функционального бесплодия. Нарушение сперматогенеза
			Средняя доля. Пролактин	Стимулирует рост молочных желез и секрецию молока (лактация)	Рост молочных желез у мужчин (геникомастия); повышенная лактация у женщин	Недостаточная секреция молока в послеродовом периоде
		Гормоны вырабатываются в нейронах гипоталамуса, затем по аксонам спускаются в заднюю долю, накапливаются и выделяются в кровь	Задняя доля. Липотропин	Регулирует жировой обмен	Усиление гормональной активности	Ожирение
			Меланоцитотропин	Регулирует пигментацию кожи	Избыточная пигментация кожи	Отсутствие пигментации кожи
			Вазопрессин (антидиуретический, АДГ)	Регулирует количество выделения воды, интенсивность мочевыделения	Уменьшение объема мочи (увеличение реабсорбции)	Развивается несахарное мочеизнурение (организм теряет много воды и солей)
			Окситоцин	Стимулирует сокращение матки, усиливая тонус гладкой мускулатуры	Стимулирует сокращение матки в родах	Снижение тонуса гладкой мускулатуры яйцеводов и затруднение родов

Продолжение

Железы	Расположение	Строение	Гормоны	Воздействие на организм		
				Норма	Гиперфункция (избыточное действие)	Гипофункция (недостаточное действие)
Эпифиз	Между верхними буграми четверохолмия среднего мозга	Непарная железа — шишковидное тело, связанное с эпиталамусом массой 0,25 г, длиной 8—15 мм, состоящее из долек	Мелатонин	Тормозит деятельность гипофиза до полового созревания; участвует в обмене веществ	Недоразвитость половых желез и вторичных половых признаков	Преждевременное половое созревание
Надпочечники	Над верхней частью почек парные образования желтого цвета	Масса одного надпочечника у взрослого 12—13 г, длиной 6 см, шириной 3—4 см	Наружный слой (корковый) Глюкокортикоиды (гидрокортизон, кортизон, кортикостерон)	Регулируют обмен белков, жиров; стимулируют синтез гликогена из глюкозы; тормозят иммунный ответ; обладают противовоспалительным действием	Раннее половое созревание с быстрым прекращением роста. У взрослых — нарушение проявления вторичных половых признаков	Аддисонова болезнь (бронзовая болезнь) — бронзовый оттенок кожи, слабость, похудение, тошнота, нарушение углеводного обмена, низкое кровяное давление
			Минералокортикоиды (альдостерон)	Регулируют водно-солевой обмен и минеральное равновесие	Нарушение водно-солевого обмена	Нарушение водно-солевого обмена. Удаление коры надпочечников вызывает смерть вследствие потери большого количества Na^+
			Половые гормоны (андрогены и эстрогены). У женщин — мужские (тестостерон), у мужчин — женские (эстрадиол)	Участвуют в формировании вторичных половых признаков	Нарушение развития вторичных половых признаков	Нарушение развития вторичных половых признаков
			Внутренний слой (мозговой) Адреналин, норадреналин	Стимулируют обмен веществ; влияют на сосуды и сердце (повышают кровяное давление, ускоряют работу сердца, сужают сосуды); тормозят пищеварение, расщепление гликогена	Учащенное сердцебиение, увеличение пульса и кровяного давления, особенно при испуге, страхе, гневе, радости	Практически не наблюдается, т. к. количество данных гормонов регулируется нервной системой (входят в единую регуляторную систему с симпатическим отделом вегетативной нервной системы)
Щитовидная железа (самая крупная эндокринная железа)	Расположена на шее, спереди и сбоку от щитовидного хряща гортани	Подковообразная форма, состоящая из двух долей — правой и левой, доли соединяются узким перешейком. Средняя масса 20—30 г	Тиреоидные (йодсодержащие): тироксин, трийодтиронин	Повышает интенсивность энергетического обмена и роста организма; стимулирует рефлексы	Базедова болезнь (гипертиреоз) — повышение температуры тела, учащение сокращения сердца, повышение давления крови, повышение обмена	Микседема (у взрослых) — понижение температуры тела, сокращение ритма сердца, слабость, снижение обмена веществ, повышение возбудимости

Продолжение

Железы	Расположение	Строение	Гормоны	Воздействие на организм		
				Норма	Гиперфункция (избыточное действие)	Гипофункция (недостаточное действие)
					веществ, возбудимость, пучеглазие (экзофтальм), потеря веса	нервной системы, тучность, отеки, слабоумие. Кретинизм (у детей) — нарушение пропорций тела, задержка роста, полового и психического развития
			Кальцитонин	Регулирует обмен кальция и фосфора в организме	Ломкость костей; понижение артериального давления; сердечная недостаточность; мышечная слабость	Размягчение костной ткани (остеопороз)
Паращитовидные железы	Четыре околощитовидных железы (две на задней поверхности щитовидной железы, две — у нижнего полюса)	В самой ткани щитовидной железы диаметром 0,5 см, общей массой 0,1—0,3 г	Паратгормон	Регулирует обмен кальция и фосфора в организме	Содержание Ca_2^+ в костях падает, возникает мышечная слабость, нарушается рост костей, зубов и волос	При удалении возникают судороги, рвота и смерть на фоне паралича дыхательной мускулатуры
Поджелудочная железа	Брюшная полость ниже желудка (слева)	«Островки» клеток (Лангерганса), расположенные в разных местах железы,				

		окруженные густой сетью капилляров, общим числом 1—2 млн, диаметр каждого 100—300 мкм				
		α-клетки	Инсулин	Понижает уровень глюкозы в крови, стимулирует печень на превращение глюкозы в гликоген для запасания, ускоряет транспорт глюкозы в клетке	Гипогликемия. При резком понижении сахара в крови возникает инсулиновый гипогликемический шок — острое нарушение деятельности мозга с судорогами и потерей сознания	Сахарный диабет — увеличение сахара (глюкозы) в крови и невозможность использования глюкозы клетками организма для получения энергии: может наступить потеря сознания — диабетическая кома, угрожающая жизни
		β-клетки	Глюкагон	Регулирует образование глюкозы из гликогена	Повышение уровня глюкозы в крови; стимулирует расщепление жира	Нарушается синтез инсулина и уровень глюкозы в крови
Половые железы (гонады)	Яичники	Желтое тело	Прогестерон	Подготовка слизистой оболочки к имплантации зародыша, нормальное протекание беременности	Нарушение овогенеза, сперматогенеза, половой функции организма	Нарушение овогенеза, сперматогенеза, половой функции организма

Окончание

Железы	Расположение	Строение	Гормоны	Воздействие на организм		
				Норма	Гиперфункция (избыточное действие)	Гипофункция (недостаточное действие)
		Фолликулярные клетки	Эстрогены (эстрадиол, эстрон)	Обеспечивают половую функцию организма, развитие половых органов, вторичных половых признаков	Развитие мужских вторичных признаков у лиц женского пола. Раннее половое созревание мальчиков	Недоразвитие вторичных половых признаков (у детей) или нарушение вторичных половых признаков (у взрослых)
	Семенники	Специальные интерстициальные эндокриноциты (клетки Лейдига)	Андрогены (тестостерон)			
Тимус (вилочковая железа)	За грудиной в средостении	Состоит из двух асимметричных частей правой и левой долей, соединенных соединительной тканью. Хорошо развита в детском возрасте	Тимозин, тимопоэтин, лимфоцитстимулирующий (ЛСТ)	Стимулирует лимфоцитоз и развитие лимфатической ткани, обеспечивает противовоспалительный эффект, стимулирует иммунную систему	Затруднение нормальной дифференцировки стволовых клеток в Т-лимфоциты, развитие аутоиммунных заболеваний, при которых собственные белки организма разрушаются антителами (системная красная волчанка и др.)	Иммунодефицитные состояния (опухолевые и ряд вирусных заболеваний)

5. Строгая специфичность действия (на определенные органы — мишени или на строго определенный тип обменных процессов).

Гормоны обеспечивают рост и развитие, гомеостаз организма, адаптацию организма к постоянно меняющимся условиям окружающей среды, контроль процессов обмена веществ.

Таким образом, гормоны — особый класс биоорганических соединений системного действия. Гормоны играют ведущую роль в гуморальной регуляции функций организма. Избыток или недостаток гормонов ведет к заболеваниям: базедова болезнь, микседема, гигантизм, акромегалия, диабет и др.

По химической природе гормоны делят на группы:

Полипептиды и белки (инсулин, глюкагон, паратгормон, гормоны передней доли гипофиза; рилизинг-факторы, или либерины, секретируемые нервными клетками гипоталамуса).

Аминокислоты, производные тирозина (гормоны щитовидной железы — тироксин, катехоламины, а также гормоны надпочечников — адреналин и норадреналин).

Стероидные (кортикостероиды, половые гормоны — андрогены, эстрогены).

Обмен веществ и энергии

Между организмом человека и окружающей средой происходит обмен веществ и энергии, который обеспечивает пластические и энергетические потребности организма, поддержание гомеостаза. Процесс синтеза органических веществ называется *ассимиляцией* (анаболизм, пластический обмен). Процесс распада органических веществ — *диссимиляцией* (катаболизм, энергетический обмен). Эти два процесса противоположны, но связаны в единый процесс *обмена веществ и энергии (метаболизм)*. Метаболизм — это совокупность протекающих в живых организмах биохимических превращений веществ и энергии, а также обмен веществами и энергией с окружающей средой.

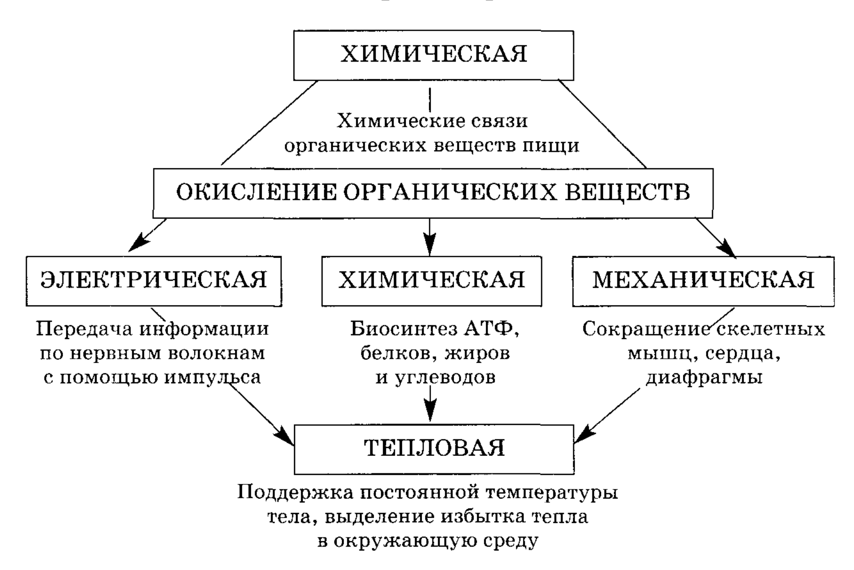
Процессы анаболизма и катаболизма находятся в организме в состоянии динамического равновесия. Преобладание анаболических процессов над катаболическими приводит к росту, накоплению массы тканей, а преобладание катаболических процессов — к частичному разрушению тканевых структур. Это состояние равновесия зависит от возраста, состояния здоровья, выполняемой организмом физической нагрузки или от переживаемых эмоций. При нарушении регуляции возникает ожирение, истощение, дистрофия. Поэтому при разработке пищевых норм учитывается калорийность пищевых продуктов: белков, жиров, углеводов, с тем расчетом, чтобы расход энергии не превышал потребления.

В организме происходит взаимное превращение веществ на ферментных системах клеток печени (начиная с поступления из внешней среды и кончая удалением продуктов распада).



Превращение энергии в организме. Согласно закону сохранения энергии, энергия не возникает и не исчезает бесследно, а переходит из одного вида энергии в другой.

Обмен энергии в организме



Для жизнедеятельности организма необходима энергия в количестве 10 550 кДж в сутки.

Различают следующие виды обмена веществ: водный и солевой обмен, а также обмен органических веществ в организме человека — белковый, жировой, углеводный.

Обмен воды и минеральных солей

Эти вещества не являются источниками энергии и питательных веществ, но их значение для организма велико (связано химически с белками, углеводами, неорганическими веществами).

Вода входит в состав клетки, межклеточной и тканевой жидкости, плазмы, лимфы. Общее количество составляет 70 % от массы тела. Потеря организмом 10 % воды приводит к его расстройству, а 20 % — смертельно, хотя организм может терять до 40 % массы тела. Суточная потребность в воде взрослого человека 2,5—3 л. Она зависит от условий и температуры среды, характера питания и деятельности. Поступает в свободном виде (1,5 л), в связанном в составе пищи (1 л) и образуется в ходе обменных процессов в клетках органов и тканей (0,4—0,5 л). Вода всасывается в желудочно-кишечном тракте в неизменном виде и выводится (около 2,5 л в сутки) через почки (моча), кожу (пот), с выдыхаемым воздухом (пары), с калом.

Минеральные вещества поступают в организм с пищей, откладываются в виде солей и входят в состав различных органических соединений. Одна из основных функций — поддержание постоянства внутренней среды (осмотического давления). Общее количество — 4,5 %. Поступают с пищей и водой. Исключение составляет NaCl (потребность 5—6 г в сутки), который добавляют в пищу в виде поваренной соли. Минеральные соли выводятся из организма с мочой, потом, фекалиями.

Значение *воды* и *минеральных солей* см. в разделе «Общая биология. Химический состав клетки».

Обмен белков

Белки поступают с питьем и пищей. Суточная потребность составляет 80—150 г (около 1 г на 1 кг массы тела). Белки (20—25 % массы тела) — это биополимеры, состоящие из мономеров — аминокислот (всего 20).

Аминокислоты разделены на две группы: *заменимые*, которые могут синтезироваться в организме человека из других аминокислот, и *незаменимые*, которые поступают в организм только с пищей (10 аминокислот). Без них нарушается синтез белков, останавливается рост, уменьшается масса тела.

В зависимости от состава белки делят на две группы: *полноценные*, которые содержат полный набор аминокислот, и *неполноценные*, которые не содержат полного набора аминокислот.

Белки не откладываются в запас, поэтому в организме здорового человека скорость их синтеза равна скорости их распада (азотистый баланс).

В среднем белки организма человека обновляются за 80 суток. О суммарном обмене белка судят по количеству азота, выводимого из организма человека. Установлено, что выделение организмом 1 г азота соответствует распаду 6,25 г белка. О потреблении же количества азота судят по составу пищи, поступающей в организм. Установлено, что после потребления белковой пищи интенсивность обмена временно повышается, иногда на 30 % по сравнению с уровнем основного обмена; это сопряжено с дополнительным освобождением энергии, необходимой для превращения части аминокислот в углеводы и жиры.

Белковые пищевые продукты: творог, нежирное мясо, рыба, яйца и др.; подвергаются механической и химической обработке.

Белки пищи попадают в желудок, где белок расщепляется до пептидов под действием фермента *пепсина*, далее — в тонкий кишечник (под действием

фермента *трипсина* пептиды расщепляются до аминокислот), затем всасываются в кровь и разносятся по всем органам и тканям, поступая в клетки для синтеза собственных белков на рибосомах (ассимиляция). В клетках мышц идет синтез белка миозина, в молочной железе — казеина и т. д. Также идет построение органов, ферментов, тканей и других белков (преобразование в жиры и гликоген — дезаминирование). Но часть белков подвергается распаду с освобождением энергии (17,6 кДж энергии на 1 г белка) либо удаляется из организма в виде продуктов распада (диссимиляции): воды, углекислого газа, аммиака, мочевины (в печени). Эти вещества поступают в кровь и выводятся: углекислый газ — через легкие; вода, мочевина — через почки (образовывая мочу) или через кожу (пот).

Регуляторами обмена белков являются гормоны (соматотропин, тироксин, глюкокортикоиды, половые гормоны).

Обмен углеводов

Основной источник углеводов для человека — продукты растительного происхождения, богатые крахмалом, сахаром (хлеб, крупы, фрукты, овощи), которые накапливаются в виде гликогена.

Суточная потребность — 450—500 г, а при повышенных умственных нагрузках до 1000 г. Углеводы запасаются в организме в виде гликогена (около 200 г — в печени), а при избыточном углеводном питании — в виде жиров.

Углеводы (глюкоза) — основной источник энергии.

Под действием фермента *птиалина*, *мальтозы* в ротовой полости углеводы расщепляются до солодового сахара и глюкозы, далее в тонком кишечнике под действием фермента *амилазы* расщепляются до глюкозы. Глюкоза, поступившая в кровь из кишечника, транспортируется в печень, где из нее синтезируется гликоген — резервный запас углеводов. Гликоген откладывается также в мышцах. При недостатке углеводов в пище гликоген расщепляется до глюкозы, и глюкоза по мере надобности поступает в клетки тканей, где она используется как источник энергии. Часть глюкозы подвергается распаду с освобождением энергии 17,6 кДж на 1 г углеводов для механической работы, как источник тепла, а другая — на синтез молекулы АТФ для запасания в организме. Конечные продукты распада углеводов — вода и углекислый газ — выводятся из организма с потом, мочой, выдыхаемым воздухом.

При употреблении с пищей большого количества обычного сахара (до 150—200 г) содержание глюкозы в крови резко возрастает. Это явление называется пищевой гипергликемией. В этом случае избыток сахара выводится из организма с мочой. Повышенную концентрацию сахара в моче называют глюкозурией. Понижение уровня глюкозы в крови — гипогликемия — может вызвать нервные расстройства (потерю сознания, судороги) и даже привести к смерти.

В связи с нарушением углеводного обмена резко возрастает использование белков и жиров в качестве источников энергии, что сопровождается образованием и накоплением промежуточных продуктов распада и ведет к отравлению организма (сахарный диабет).

Регуляторами обмена углеводов являются гормоны (глюкоген, адреналин, липотропин, глюкокортикоиды) и симпатическая нервная система.

Обмен жиров

Суточная потребность организма в жирах составляет 80—100 г, из них 20—25 % — растительные масла. Жиры входят в состав растительной и животной пищи, используются как источник энергии. Известно, что при расщеплении 1 г жира образуется 38,9 кДж энергии.

Поступившие с пищей жиры расщепляются под действием фермента *липазы* в тонком кишечнике до глицерина и жирных кислот и расходуются на синтез собственных жиров (ассимиляция). Большая часть вновь образовавшихся жиров поступает в лимфу, меньшая — непосредственно в кровь и разносится по всем органам и тканям. Много жиров поступает в жировую ткань, которая имеет значение жирового депо для организма (подкожная жировая клетчатка) и составляет 10—20 % массы тела человека.

Продукты распада жиров — CO_2 и H_2O — выводятся из организма с потом, мочой, выдыхаемым воздухом. Жиры могут синтезироваться в организме человека из углеводов и белков.

Регуляторами обмена жиров являются гормоны (липотропин, тироксин, глюкокортикоиды, половые гормоны).

Витамины

Витамины (лат. *vita* — жизнь) — биологически активные вещества, синтезирующиеся в организме или поступающие с пищей, которые в малых количествах необходимы для нормального обмена веществ и жизнедеятельности организма.

Витамины — органические соединения разнообразной химической природы, необходимые для нормального роста и развития организма.

Значение витаминов было доказано в работах русского врача Н. И. Лунина в опытах над животными (1880 г.). Он установил, что в пищевых продуктах имеются неизвестные факторы питания, необходимые для жизни. Термин «витамин» был предложен в 1912 г. польским ученым К. Функом, который выделил из рисовых отрубей активное вещество и назвал его «Vit» (вещество, необходимое для жизни).

Особенности витаминов:

1. Не являются пластическим материалом и не служат источником энергии.
2. Являются биологически активными веществами уже в малых количествах.
3. Выполняют разнообразные функции: входят в состав ферментов, участвуют в регуляции обмена веществ и др.
4. Биосинтез витаминов происходит в основном вне организма, поэтому человек получает их с пищей.
5. Некоторые витамины синтезируются кишечной микрофлорой.

Характеристика витаминов

Жирорастворимые витамины	Водорастворимые витамины
А (ретинол) — жир печени трески, млекопитающих, каротин в моркови, петрушке, помидорах, молочные продукты **Д (кальциферол)** — жир печени рыб, яичный желток, сливочное масло, молоко, синтезируется в коже под действием УФ **Е (токоферол)** — мясо, яичный желток, зародыши пшеницы, зеленые овощи, растительные масла, орехи **К (филлохинон)** — печень, фрукты, орехи, зеленые листья салата, капусты, крапивы, синтезируется микрофлорой кишечника	**С (аскорбиновая кислота)** — синтезируется в растениях (овощи: лук, чеснок; плоды: шиповник; фрукты: цитрусовые; ягоды: клюква) **B_1 (тиамин)** — печень, зерновые и бобовые культуры, пивные дрожжи **B_2 (рибофлавин)** — яйца, сыр, молоко, пивные дрожжи, зерновые и бобовые культуры **РР (B_3) (никотиновая кислота)** — мясо, печень, почки, рисовые отруби, пшеничные зародыши, пивные дрожжи **B_5 (пантотеновая кислота)** — синтезируется микрофлорой кишечника **B_6 (пиридоксин)** — молоко, печень, яйца пивные, дрожжи, зерна злаков, синтезируется микрофлорой кишечника **B_9 (фолиевая кислота)** — синтезируется микрофлорой кишечника **B_{12} (цианокобаламин)** — продукты животного происхождения, особенно печень; синтезируется микрофлорой кишечника

6. Не запасаются в организме, поэтому необходимо их постоянное поступление с пищей (исключение — витамины D, K, PP, которые в небольшом количестве накапливаются в печени).
7. Недостаток витаминов (гиповитаминоз), отсутствие (авитаминоз), избыток в организме (гипервитаминоз) — это причины серьезных патологических нарушений.
8. В повышенных дозах витамины используются в лечебных целях в качестве мощных неспецифических фармацевтических средств.

В настоящее время известно несколько десятков витаминов, их обозначают заглавными буквами латинского алфавита и делят на две группы: жирорастворимые и водорастворимые.

Рациональное питание — это получение организмом адекватного количества каждого из различных питательных веществ, необходимых ему для выполнения функций, восстановления тканей и роста.

Потребность организма в питательных веществах (белках, жирах, углеводах, витаминах, минеральных солях, воде) должна быть

Значение витаминов

Назначение витамина (суточная потребность)	Основные функции	Проявление гипо- или авитаминоза
A (1—1,5 мг)	Регуляция нормального роста и развития эпителиальной ткани. Участие в образовании светочувствительного зрительного пигмента родопсина	Куриная слепота — нарушение сумеречного зрения. Сухость и ороговение кожи, подверженность инфекциям
D (2,5 мг)	Участие в кальциевом и фосфорном обмене, развитие здоровой кожи	Рахит — деформация костей, раздражительность, слабость, потливость
E (10—25 мг)	Участие в обменных процессах при распаде питательных веществ в мышечных клетках. Способствует оплодотворению	Мышечная дистрофия, бесплодие
K (0,2—0,3 мг)	Участие в процессе свертывания крови (синтез протромбина в печени)	Нарушение свертываемости крови (кровотечения)
C (50—100 мг)	Участие в обменных процессах (в качестве кофермента). Рост и нормальное развитие тканей (кожи, кровеносных сосудов, костей, зубов). Повышение сопротивляемости инфекциям	Цинга — ломкость сосудов, набухание и кровоточивость десен, выпадение зубов. Слабость, вялость, утомляемость, головокружение, подверженность инфекциям
B_1 (2—3 мг)	Регуляция углеводного обмена веществ, участие в тканевом дыхании и передаче возбуждения нервной системе	Бери-бери — поражение ЦНС, отставание в росте, слабость, паралич конечностей и дыхательных мышц
B_2 (2—4 мг)	Участие в обменных процессах, обеспечение светового зрения, влияние на ЦНС	Слабость, снижение аппетита, воспаление слизистых оболочек, шелушение кожи, трещины оболочки рта, нарушение функций зрения (светобоязнь)
B_3 (15—25 мг)	Участие в белковом обмене и реакциях клеточного дыхания	Пеллагра — поражение кожи, диарея, бессонница, депрессия
B_5 (10—12 мг)	Входит в состав ферментов, участвующих в обезвреживании токсических веществ, образовании фосфолипидов; нейромедиаторов, в состав кофермента А	Угнетение сердечно-сосудистой системы, онемение пальцев нижних конечностей
B_6 (2—4 мг)	Участие в белковом и жировом обмене, образование химических соединений нервной ткани	Анемия, дерматиты, судороги, расстройство пищеварения

Окончание

Назначение витамина (суточная потребность)	Основные функции	Проявление гипо- или авитаминоза
B_9 (2—3 мг)	Участие в кроветворении и ферментативных системах организма	Нарушение кроветворения (анемия, лейкемия) и пищеварения
B_{12} (2—5 мг)	Участие в синтезе РНК, обеспечение кроветворной функции организма	Злокачественная анемия и дегенеративные изменения нервной системы

сбалансирована. При составлении пищевых рационов необходимо учитывать:

1. Организму в сутки требуется 100 г белков, 400 г углеводов, 80—100 г жиров, соль, вода и витамины.
2. При окислении в клетке 1 г белков и углеводов выделяется по 17,6 кДж и жиров — 38,9 кДж.
3. Пища должна содержать полноценные белки.
4. Необходимо учитывать всасываемость различных веществ.
5. Суточная калорийность пищи должна правильно распределяться в течение суток: днем — белковые, вечером — молочно-растительные продукты.

Кровообращение

Кровообращение впервые описано Вильямом Гарвеем в 1628 г. Гарвей доказал, что венозная и артериальная сосудистые системы не являются изолированными, а связаны между собой как единая система кровеносных сосудов, центральным органом которой является сердце.

Кровообращение — это непрерывный ток крови по сосудам.

Функции:

1. Обеспечение непрерывного обмена веществ благодаря транспортировке питательных веществ, продуктов обмена веществ, углекислого газа и кислорода, биологически активных веществ (гормонов, медиаторов), защитных веществ.
2. Обеспечение постоянства внутренней среды организма — гомеостаза.

Кровь может выполнять жизненно важные функции, только находясь в непрерывном движении. Деятельность всех органов и организма в целом тесно связана с функцией органов кровообращения. К системе кровообращения относятся: сердце, выполняющее функцию насоса, и периферические кровеносные сосуды — артерии, вены и капилляры.

Строение кровеносных сосудов

По выполняемой функции различают три вида кровеносных сосудов: артерии, капилляры и вены.

Независимо от состава крови все сосуды, приходящие к сердцу, принято считать *венами*, отходящие — *артериями* (рис. 166).

Артерии — сосуды, по которым кровь течет от сердца к капиллярам в органы.

Самая крупная артерия — *аорта*. Она выходит из левого желудочка, ветвится на крупные артерии и на сосуды меньшего диаметра — *артериолы* (самые маленькие).

Вены — сосуды, по которым кровь течет к сердцу от тканей и органов, пройдя сеть капилляров, мельчайшие вены — *венулы*.

Капилляры — мельчайшие сосуды, которые пронизывают все органы и ткани. В них происходит обмен жидкостями, питательными веществами и газами между кровью и тканями. Стенки капилляров состоят из одного слоя плоских клеток эндотелия, лежащего на базальной мембране. Диаметр капилляров — 7 мкм; длина — 0,2—0,4 мм. Количество капилляров велико; 1 мм³ крови проходит через каждый капилляр за несколько часов. Не все капилляры функционируют одновременно. В органе, находящемся в состоянии покоя, через большую часть капилляров кровь не течет (открыто для кровотока 20—30 % капилляров). Во время работы органа количество капилляров увеличивается. Маленькая величина кровотока через каждый капилляр компенсируется их огромным количеством (3000 на 1мм³ ткани). Капилляры начинаются от прекапилляров, каждый из которых впадает в другие прекапилляры или в венулы. Так они образуют петли, соединяющие артериальную систему с венозной. Скорость кровотока в капиллярах — 0,5 мм/с.

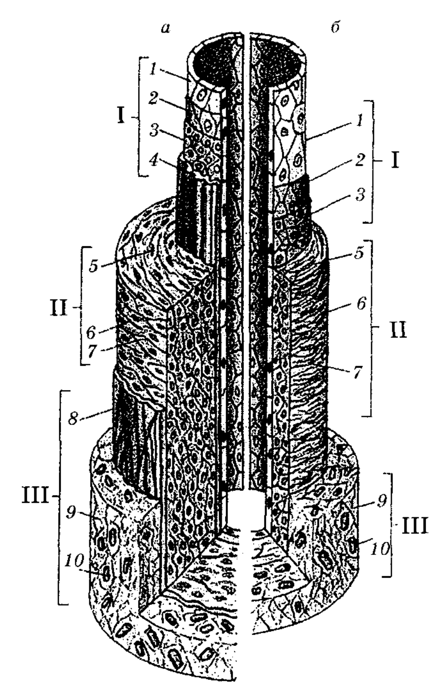


Рис. 166. Схема строения стенок артерии (*а*) и вены (*б*): I — внутренняя оболочка: *1* — эндотелий; *2* — базальная мембрана; *3* — подэндотелиальный слой; *4* — внутренняя эластическая мембрана; II — средняя оболочка: *5* — гладкие мышечные клетки; *6* — эластические волокна; *7* — коллагеновые волокна; III — наружная оболочка: *8* — наружная эластическая мембрана; *9* — волокнистая соединительная ткань; *10* — кровеносные сосуды

Характеристики вен и артерий

Артерии	Вены
1. Стенки аорты и артерий состоят из трех слоев (оболочек): внутренний — интима, гладкий, состоит из плоских клеток эндотелия; средний — медиа, состоит из гладкомышечных клеток и эластичных волокон; наружный — адвентиция, состоит из фиброзной соединительной ткани, где проходят нервы. Между первым и вторым слоем и между вторым и третьим есть эластичные мембраны. Благодаря такому строению вещества из артерии не могут просачиваться в межтканевые щели	1. Стенки состоят из трех слоев, но менее плотные (тонкие), так как меньше мышечных и эластичных волокон, в связи с этим они менее упругие, но более растяжимые; сжимаются соседними мышцами. Внутренняя оболочка образует полулунной формы складки — клапаны
2. По ходу движения крови клапаны отсутствуют	2. Клапаны имеются и открываются под напором крови в сторону сердца
3. Кровь течет под большим давлением (при повреждении кровь бьет фонтаном высотой 1,5 м), поэтому они расположены глубоко под мышечным слоем	3. Кровь течет под небольшим давлением (при повреждении кровь вытекает медленной струей), поэтому они расположены неглубоко, под кожей (синие, мелкие)
4. Скорость кровотока 0,5 м/с	4. Скорость кровотока 0,25 м/с

В сосудистой системе различают два круга кровообращения (рис. 167).

Большой круг кровообращения — это система сосудов, по которым кровь течет из левого желудочка в органы, а из них в правое предсердие. Начинается аортой, выходящей из левого желудочка, несущей артериальную кровь. Различают восходящую и нисходящую части аорты. От восходящей части отходят коронарные артерии. От дуги отходят три сосуда: *плечеголовной ствол*, который делится на правую общую сонную и правую подключичную артерии; левая *общая сонная артерия*; левая *подключичная артерия*.

До диафрагмы аорта — *грудная*, ниже — *брюшная*. По пути аорта делится на артерии, которые входят в органы и делятся на мелкие артерии → артериолы → капилляры, где питательные вещества и кислород переходят из крови в тканевую жидкость, а продукты метаболизма в кровь. Кровь становится венозной, содержит продукты метаболизма и углекислый газ, оттекает по системе венул в вены → две полые вены (верхняя и нижняя), которые впадают в правое предсердие; сюда же впадает коронарный синус (несет венозную кровь от стенок сердца). Кругооборот крови происходит за 23 секунды.

Малый круг кровообращения (легочный) начинается в правом желудочке сердца, откуда выходит ствол легочной артерии, несущий венозную кровь → делится на правую и левую легочные артерии → входят в легкие и делятся там на артериолы и капилляры, которые оплетают альвеолы. В капиллярных сетях легких происходит обогащение крови кислородом, она становится артериальной и по двум венам от каждого легкого впадает в левое предсердие. Кругооборот крови происходит за 4 секунды.

Правый и левый желудочки нагнетают кровь в сосуды одновременно, и она движется сразу по обоим кругам кровообращения.

Кровоснабжение сердца. В дополнение к большому кругу имеется третий (сердечный) круг кровообращения, снабжающий кровью стенки сердца. Кровоснабжение сердца начинается двумя венечными артериями, которые отходят от восходящей части (луковицы) аорты. Заканчивается венами, сливающимися в венечный синус, впадающий в правое предсердие. Часть вен открываются непосредственно в полость предсердия.

Причины движения крови по сосудам:

1. Ритмичное сокращение сердца.
2. Напряжение стенок кровеносных сосудов.
3. Сокращение скелетных мышц.
4. Наличие сердечных клапанов.
5. Наличие венозных клапанов.
6. Разница между давлением крови в начальных и конечных частях сосудистой системы.
7. Присасывающая сила грудной клетки.

Все это обеспечивает быстрое и однонаправленное движение крови по сосудам. По мере ветвления сосудистого русла давление и скорость в сосудах снижаются, кровь устремляется в область низкого давления, т. е. от артерий к венам.

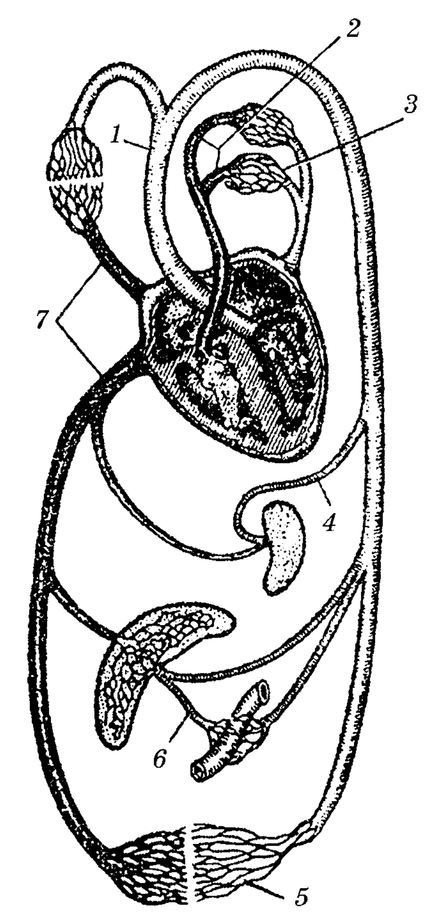


Рис. 167. Большой и малый круги кровообращения: *1* — аорта; *2* — легочные артерии; *3* — легочные вены; *4* — артерии внутренних органов; *5* — капилляры; *6* — воротная вена печени; *7* — верхняя и нижняя полые вены

Кровяное давление

Движение крови зависит от давления, создаваемого сердцем во время его сокращения и сопротивления току крови стенок сосудов. Самое высокое давление в аорте (около 100 мм рт. ст.) и крупных артериях (90 мм рт. ст.). По ходу сосудистого русла давление постепенно падает, особенно низкое в капиллярах (до 40 мм рт. ст.). В венах оно продолжает уменьшаться (от 40 до 10 мм рт. ст.) и в полых венах равно (0 мм рт. ст.) или ниже атмосферного давления. То есть чем дальше от сердца, тем ниже давление.

Для медицинских целей артериальное давление измеряют в плечевой артерии с помощью специального прибора — тонометра (методом Н. С. Короткова: наложение резиновой манжеты на плечо).

Во время систолы желудочков давление в аорте поднимается до максимального, или *систолического, давления*, которое появляется в виде первого тона. Норма 120—125 мм рт. ст. (в 18—50 лет), 135—140 мм рт. ст. (старше 55 лет). Во время диастолы давление падает до минимального, или *диастолического* (сосудистого), которое соответствует моменту исчезновения тонов. В норме это 60—80 мм рт. ст.

Разницу между максимальным и минимальным давлением называют *пульсовым давлением* (в норме 40—50 мм рт. ст.). Повышение кровяного давления называется гипертонией, а понижение — гипотонией.

Артериальный пульс — это ритмичные колебания стенок артерий при прохождении по ним крови. Пульс соответствует сокращению сердца. В норме у человека в спокойном состоянии пульс 60—70 ударов в минуту. Пульс определяют чаще всего на лучевой артерии, ближе к кисти.

Регуляция движения крови по сосудам

Регуляция осуществляется изменением ширины просвета сосудов, что приводит к изменению объема кровотока и давления крови.

1. *Нервная регуляция* осуществляется рефлекторно вегетативной нервной системой.

   Симпатический отдел вызывает сужение сосудов и повышение давления крови, *парасимпатический* — расширение сосудов и снижение давления крови.

   Сосудодвигательный центр находится в продолговатом мозге под контролем гипоталамуса и коры больших полушарий. Состоит из двух отделов: *сосудосуживающего*, нервные импульсы которого заставляют сокращаться гладкую мускулатуру и уменьшают просвет артерий, и *сосудорасширяющего*, приводящего к увеличению просвета артерий, усиливающего приток крови к органу.

2. *Гуморальная регуляция* осуществляется под влиянием веществ, переносимых кровью.

   Адреналин и *норадреналин*, *вазопрессин*, *ангиотензин* вызывают сужение кровеносных сосудов, повышая тонус их гладких мышц.

   Гистамин расширяет артериолы и венулы, увеличивает проницаемость капилляров.

   Соотношение O_2 и CO_2 — снижение содержания O_2 или повышение содержания CO_2 вызывает расширение кровеносных сосудов.

Строение сердца

Сердце — это центральный орган кровообращения, расположенный в грудной полости. Представляет собой полый мышечный орган, по форме неправильного уплощенного конуса (рис. 168). Располагается в грудной полости не симметрично ($^2/_3$ слева, $^1/_3$ справа). Расширенная часть сердца — это основание, обращенное вверх и вправо; узкая часть — вершина, направленная вниз и влево. Длина в среднем 10—15 см, масса 300 г (приблизительно соответствует величине кулака человека); четырехкамерное.

Стенки сердца:

внутренняя — *эндокард*, состоит из плоских эпителиальных клеток эндотелия;

средняя — *миокард*, состоит из поперечно-полосатой мышечной ткани;

наружная — *эпикард*, состоит из плотной соединительной ткани. Под эпикардом располагаются коронарные артерии и нервы.

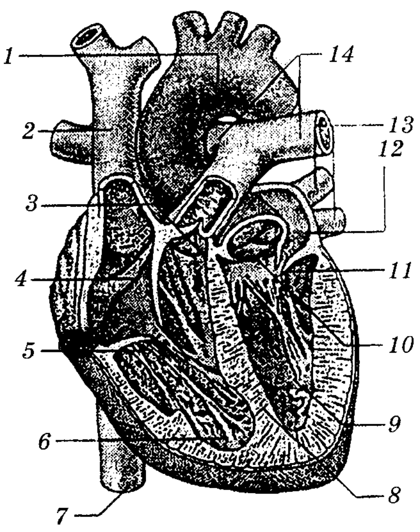


Рис. 168. Схема внутреннего строения сердца: *1* — аорта; *2* — верхняя полая вена; *3* — клапан легочной артерии; *4* — правое предсердие; *5* — трехстворчатый клапан; *6* — правый желудочек; *7* — нижняя полая вена; *8* — перегородка; *9* — левый желудочек; *10* — аортальный клапан; *11* — митральный клапан (двустворчатый); *12* — левое предсердие; *13* — легочные вены; *14* — легочные артерии

Сердце располагается в околосердечной сумке, наружный листок которой — *перикард* — сращен с грудиной и ребрами; а внутренний листок — *эпикард* — покрывает сердце и срастается с его мышцей. Между эпикардом и перикардом находится перикардиальная полость, заполненная серозной жидкостью, которая уменьшает трение сердца при его сокращении. На наружной поверхности сердца имеются поперечная венозная борозда, отделяющая предсердия от желудочков, и две продольных межжелудочковых борозды — передняя и задняя, расположенные на границе между желудочками. В этих бороздах лежат венечные артерии и вены сердца.

Мышечные стенки желудочков более толстые, особенно левого, так как он совершает наибольшую работу (правого — 4—6 мм, левого 9–11 мм). Предсердия имеют тонкие стенки —

Цикл работы сердца

Фазы сердечного цикла	Движение крови	Продолжительность фаз
Сокращение (систола) предсердий	Из предсердий в желудочки	0,1 с
Сокращение (систола) желудочков	Из желудочков в легочную артерию и аорту	0,3 с
Расслабление (диастола) предсердий и желудочков	Из вен в предсердия и в желудочки	0,4 с

2–3 мм. Предсердия и желудочки соединены отверстиями, по краям которых располагаются створчатые клапаны сердца. Между левым предсердием и левым желудочком клапан имеет две створки и называется *двустворчатым (митральным)*. Между правым предсердием и правым желудочком — *трехстворчатый клапан*. К свободным краям створок клапанов прикреплены тонкие сухожильные нити — струны, другим концом прикрепляющиеся к сосочкам мышечных стенок желудочков.

Функции клапанов — препятствовать обратному току крови при сокращениях желудочков.

В аорте и легочной артерии имеются *полулунные клапаны*, состоящие из трех заслонов. При сокращении желудочка они прилегают к стенкам сосудов и пропускают кровь. При расслаблении желудочка (он наполняется кровью) они препятствуют обратному току крови.

Функции этих клапанов: обеспечивают ток крови только в одном направлении — из желудочков в аорту и легочную артерию.

Функция сердца: ритмичное нагнетание по артериям крови, поступающей к нему из вен. Выполняется за счет попеременных сокращений *(систол)* и расслаблений *(диастол)* миокарда.

Систола и диастола в нормальных условиях согласованы и составляют цикл работы сердца. Продолжительность сердечного цикла зависит от частоты сокращения сердца (у здорового человека 60—80 ударов в минуту). Время одного цикла занимает 0,8 с.

В течение цикла предсердия работают 0,1 с, а отдыхают 0,7 с. Желудочки работают 3 с, а отдыхают 0,5 с. Во время каждого сокращения желудочков в сосуды выталкивается 70—80 мл крови. За 1 мин сердце взрослого человека (в покое) прокачивает 5—5,5 л крови. При физической нагрузке количество крови увеличивается до 15—20 л/мин (у спортсменов — 30—40 л/мин).

Тоны сердца — это звуки, возникающие во время работы сердца.

Различают два тона: *систолический* — низкий, продолжительный, появляется в начале систолы желудочков, связан с сокращением мускулатуры стенок

желудочков и закрытием створок предсердно-желудочковых клапанов, и *диастолический* — высокий, короткий, появляется в начале диастолы, когда закрываются заслонки полулунных клапанов аорты и легочного ствола.

Сердечный толчок образуется при изменении положения сердца при систоле, когда левый желудочек прижимается к передней грудной стенке и «ударяется» об нее. Определяется рукой на уровне пятого межреберья слева от грудины.

Автоматизм сердца — это способность сердца ритмически сокращаться без внешних раздражений под влиянием импульсов, возникающих в нем самом.

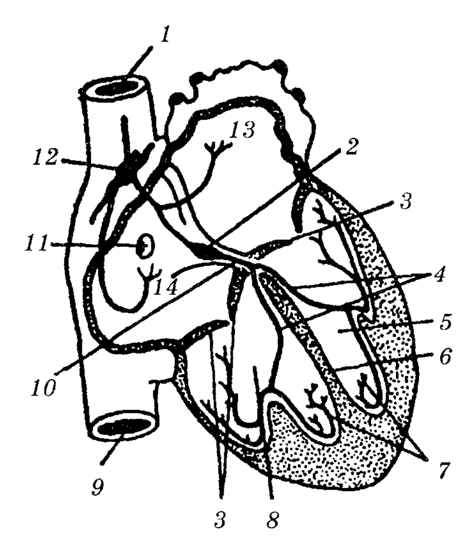


Рис. 169. Проводящая система сердца: *1* — верхняя полая вена; *2* — атриовентикулярный узел; *3* — атриовентикулярные клапаны; *4* — ножка пучка Гиса; *5* — левый желудочек; *6* — перегородки между желудочками; *7* — сеть волокон Пуркинье; *8* — правый желудочек; *9* — нижняя полая вена; *10* — пучок Гиса; *11* — венечный синус; *12* — синоатриальный узел; *13* — левое предсердие; *14* — правое предсердие

Источником автоматизма являются типичные мышечные клетки проводящей системы (рис. 169). Проводящая система сердца включает:

Синусно-предсердный узел (синоатриальный — «водитель сердечного ритма»), расположенный в стенке правого предсердия между устьями полых вен, где возникает возбуждение (70—80 импульсов в минуту), которое распространяется в миокард предсердий.

Предсердно-желудочковый узел (атриовентрикулярный), расположенный также в стенке правого предсердия, у его границы с желудочками, через который возбуждение проводится.

Клетки предсердно-желудочкового пучка (пучок Гиса) и его разветвления (две ножки волокна Пуркинье) — для распространения возбуждения к кардиомиоцитам желудочков, где возникает сокращение.

Прохождение импульсов через предсердно-желудочковый узел замедляется, поэтому возбуждение достигает миокарда желудочков медленнее, чем миокарда предсердий. В связи с этим сокращаются вначале предсердия, а после желудочки.

При возбуждении сердца между различными точками тела создается разность потенциалов. Кривая изменения этой разности потенциалов во времени — электрокардиограмма (ЭКГ). ЭКГ отражает состояние мышцы сердца и служит показателем ее деятельности.

Регуляция деятельности сердца

1. *Нервная регуляция* осуществляется рефлекторно вегетативной нервной системой, которая находится под контролем продолговатого мозга, гипоталамуса и коры больших полушарий. *Парасимпатический отдел* (блуждающий нерв) иннервирует синусно-предсердный и атриовентрикулярный узлы, вызывая снижение частоты и силы сердечных сокращений. Сильное раздражение блуждающего нерва может привести к остановке сердца. *Симпатический отдел* иннервирует миокард предсердий и желудочков, вызывая повышение частоты и силы сердечных сокращений.
2. *Гуморальная регуляция* осуществляется через кровь. *Адреналин*, Ca^{2+} вызывают усиление сокращений сердца. *Ацетилхолин*, K^+ тормозят работу сердца.

Внутренняя среда организма

Внутренняя среда организма — это совокупность жидкостей (кровь, лимфа, тканевая жидкость), принимающих участие в процессах обмена веществ и поддержания гомеостаза (постоянства) организма.

Тканевая жидкость образуется благодаря переходу (фильтрации) жидкой части крови (плазмы) из капилляров в ткани.

Местонахождение — промежутки между клетками всех тканей.

Источник образования — плазма крови и продукты жизнедеятельности клеток. Объем у взрослого человека составляет 20 л.

Состав: вода, растворенные в ней питательные вещества и неорганические вещества, кислород, CO_2, продукты распада, выделяющиеся из клеток.

Функции: промежуточная среда между кровеносными сосудами и клетками организма; перенос из крови в клетки кислорода, из клетки в кровь — углекислого газа.

Большая часть тканевой жидкости возвращается в кровь, проникая через эндотелий кровеносных капилляров. Другая часть, не успевая вернуться в кровь, собирается между клетками тканей, где берут начало лимфатические сосуды.

Лимфа — это жидкая соединительная ткань, циркулирующая в сосудах лимфатической системы.

Источник образования: в межклеточных пространствах за счет тканевой жидкости берут начало лимфатические сосуды и пронизывают почти все органы, за исключением костей, волос, кожи, роговицы. За сутки у человека образуется 2—4 л лимфы. Лимфа, оттекающая от разных частей тела, имеет неодинаковый состав, который определяется специфической деятельностью разных органов и тканей.

Состав: вода с растворенными в ней продуктами жизнедеятельности (распада органических веществ), белки — 1—2 %, лимфоциты, лейкоциты. По составу лимфа отличается от тканевой жидкости более высоким содержанием белков (2 г%). Химический состав лимфы близок также к составу плазмы крови, но в ней содержится меньше (в 3—4 раза) белков, поэтому лимфа обладает небольшой вязкостью. В лимфе содержится фибриноген, она способна свертываться, но гораздо медленнее, чем кровь. При повреждении кровеносных капилляров число лимфоцитов в лимфе увеличивается.

Функции

Возвращение в кровяное русло тканевой жидкости.

Фильтрация и обеззараживание тканевой жидкости, которые осуществляются в лимфатических узлах, где вырабатываются В-лимфоциты.

Участие в обмене веществ — жиров.

Участие в транспорте питательных веществ (до 80 % жиров, всасываемых в кишечнике, попадает через лимфатическую систему).

Лимфатическая система тесно связана по своему строению и функциям с кровеносной системой.

Строение лимфатической системы

1. *Замкнутая сеть лимфатических капилляров* (рис. 170), на концах которых в лимфатических мешочках происходит фильтрация тканевой жидкости.
2. *Лимфатические сосуды* — образуют возвратную систему с низким давлением, служащую для очищения межклеточной жидкости. В стенках лимфатических сосудов находится множество полулунных клапанов, способствующих движению лимфы по направлению к сердцу.

   Наиболее крупными лимфатическими сосудами являются *правый лимфатический проток*, собирающий лимфу из правой стороны головы, правой руки и правой верхней части тела и изливающий ее в большой круг кровообращения в месте соединения правой подключичной и яремной вен, и *грудной проток*, принимающий лимфу из всех других частей тела и возвращающий ее в кровеносную систему в месте соединения левой подключичной и яремной вен.
3. *Лимфатические узлы* располагаются по ходу лимфатических сосудов, как правило группами. Одни, *близко от поверхности*

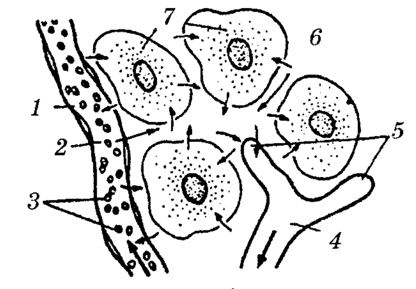


Рис. 170. Начало лимфатических капилляров: *1* — капилляр; *2* — плазма; *3* — кровяные клетки; *4* — лимфа; *5* — начало лимфатических капилляров; *6* — тканевая жидкость; *7* — клетки тканей

(шейные, подмышечные, паховые), легко прощупываются во время болезни, а другие расположены *глубоко в теле* (пееровы бляшки) — лимфатические узлы в стенках тонкого кишечника, защищающие от вредных микроорганизмов и поглощающие токсичные вещества.

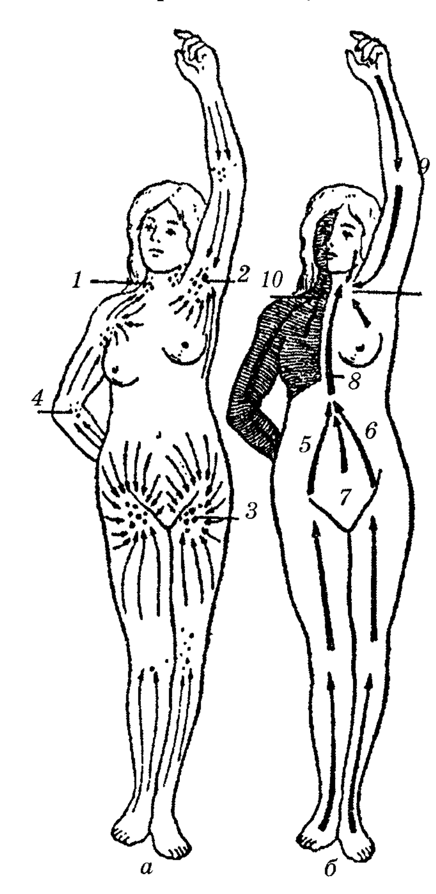


Рис. 171. Схема направления тока лимфы: *а* — расположение групп лимфатических узлов; *б* — расположение областей, откуда собирается лимфа в грудной и правый лимфатические протоки. *1* — шейные лимфатические узлы; *2* — подкрыльцовые узлы; *3* — паховые узлы; *4* — локтевые узлы; *5* — правый поясничный ствол; *6* — левый поясничный ствол; *7* — кишечный ствол; *8* — грудной проток; *9* — место впадения грудного протока; *10* — место впадения правого лимфатического протока

Лимфа, проходя через эти узлы, фильтруется от примесей (рис. 171). В лимфатических узлах фильтрами служат сеточки из волокон. Здесь же происходит фагоцитоз, осуществляемый макрофагами, или уничтожение при помощи Т-клеток. Лимфоциты образуют антитела или покидают узел и перемещаются вместе с лимфой по телу.

Объем крови, выталкиваемый сердцем в большой круг кровообращения, равен 4,5 см^3/мин. В лимфатическом узле фагоциты и лимфоциты удаляют токсины и патогенные организмы.

Ток лимфы очень медленный. *Движение лимфы* обеспечивается ритмическими сокращениями стенок крупных лимфатических сосудов, сокращением скелетных мышц, наличием клапанов в стенках лимфатических сосудов, присасывающим действием грудной клетки в связи с отрицательным внутригрудным давлением.

Кроветворные органы

Кроветворные органы:

Красный костный мозг — расположен в костях, где находятся стволовые клетки, которые участвуют в развитии всех форменных элементов крови.

Лимфатические узлы — органы, в которых происходит антигензависимая дифференцировка лимфоцитов крови.

Селезенка — самое большое в теле лимфатическое образование, служит для фильтрации крови (а не лимфы, как другие лимфатические узлы). В селезенке возбудители заболеваний, находящиеся в крови, подвергаются воздействию лимфоцитов, которые вырабатывают соответствующие антитела. В селезенке осуществляется фагоцитоз бактерий и отживших эритроцитов. Она действует как депо крови, а во время развития плода продуцирует красные кровяные тельца.

Кровь — это жидкая соединительная ткань, циркулирующая в сосудах замкнутой кровеносной системы.

Функции

Транспорт питательных веществ (трофическая функция).

Транспорт конечных продуктов метаболизма (экскреторная функция).

Транспорт газов — кислорода и диоксида углерода (дыхательная функция).

Транспорт гормонов (гуморальная регуляция).

Защитная функция — фагоцитарная активность лейкоцитов (клеточный иммунитет) и выработка лимфоцитами антител, обезвреживающих генетически чужеродные вещества (гуморальный иммунитет), свертывание крови, препятствующее кровопотере.

Гомеостатическая функция — поддержание постоянства внутренней среды организма, пригодной для клеток в отношении ионного состава, концентрации водородных ионов и др.

Состав крови: жидкое межклеточное вещество — *плазма* и взвешенные в ней форменные элементы: *эритроциты* (красные кровяные тельца), *лейкоциты* (белые кровяные тельца) и *тромбоциты* (кровяные пластинки). Доля плазмы составляет около 55 %, форменных элементов — 45 %.

Общее количество крови в организме взрослого человека — около 6—8 % массы тела, то есть примерно 4,5—6 л. В покое 40—50 % всей массы крови циркулирует по сосудам, а остальная кровь скапливается в капиллярах (депонируется). Основные депо крови: селезенка, печень, кожа. Потеря $^1/_3$ объема крови может привести к гибели организма.

Состав плазмы: вода (90—92 %) и сухое вещество (8—10 %), состоящее из органических соединений и минеральных веществ.

Белки (7—8 %) плазмы крови. Несколько десятков различных белков объединены в три основные группы: альбумины (около 4,5 %), глобулины (233 %) и фибриноген (0,2—0,4 %). Альбумины и фибриноген синтезируются в клетках печени, глобулины — не только в печени, но и в селезенке, костном мозге, лимфатических узлах.

Функции белков:

участвуют в поддержании pH крови на постоянном уровне;

придают вязкость крови, что имеет важное значение в поддержании артериального давления;

обуславливают онкотическое давление, которое определяет обмен воды между кровью и тканями;

участвуют в свертывании крови;

факторы иммунитета;

служат резервом для построения белков тканей.

Плазма, лишенная фибриногена, называется *сывороткой крови*. В отличие от плазмы она не свертывается.

Углеводы плазмы крови представлены глюкозой в концентрации 80—120 мг (0,12 %), *липиды* составляют 0,5 %.

Минеральные вещества плазмы (0,9 %): катионы Na^+, K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+} и анионы Cl^-, HCO_3^-, HPO_4^-. Искусственные растворы, обладающие одинаковым с кровью осмотическим давлением, то есть содержащие равную ей концентрацию солей, называют *изоосмотическими* или *изотоническими*. Изотоническим для теплокровных животных и человека является 0,9%-ный раствор NaCl. Такой раствор называют *физиологическим*. Растворы, имеющие большее осмотическое давление, чем кровь, называют *гипертоническими*, меньшее — *гипотоническими*. Эритроциты в изотоническом растворе сохраняют свою форму, в гипертоническом растворе сморщиваются, а в гипотоническом — набухают и лопаются. Отсюда следует необходимость поддержания солевого состава плазмы крови на постоянном уровне.

Кровь человека имеет слабощелочную реакцию (pH артериальной крови — 7,4; pH венозной крови — 7,35).

Форменные элементы крови

Эритроциты — красные кровяные тельца, имеют форму безъядерного двояковогнутого диска (диаметром 7 мкм, толщиной — 1—2 мкм), что увеличивает поверхность диффузии газов и обеспечивает проникновение в капилляры. В 1 мм^3 крови человека содержится 4—5 млн эритроцитов. Образуются эритроциты в красном костном мозге, разрушаются в печени и селезенке. Продолжительность жизни — около 120 суток.

Функции эритроцитов: осуществляют перенос кислорода и диоксида углерода. Дыхательный пигмент эритроцитов — *гемоглобин* — легко присоединяет и отдает кислород без изменения валентности железа. Содержание гемоглобина в крови здорового человека колеблется от 14 до 16 г% (140—160 г/л). Один грамм гемоглобина способен связать 1,3 мл кислорода.

Гемоглобин в кровеносных капиллярах легких насыщается кислородом и превращается в *оксигемоглобин* (HbO_2), придающий крови ярко-алый цвет. В тканях и органах кислород легко отщепляется; гемоглобин восстанавливается и присоединяет диоксид углерода, превращаясь в *карбогемоглобин* ($HbCO_2$). Цвет крови (венозной) темно-красный. В легких диоксид углерода отщепляется от гемоглобина, восстанавливается и присоединяет кислород. Гемоглобин способен соединяться с угарным газом (CO), образуя прочное соединение — *карбоксигемоглобин* (HbCO). В результате гемоглобин теряет способность связываться с O_2, и наступает удушье.

Уменьшение количества эритроцитов в крови и снижение содержания гемоглобина называется анемией («малокровие»). В норме гемоглобин у женщин — 120,0—140,0 г/л (12,0—14,0 г%), у мужчин — 130,0—160,0 г/л (13,0—16,0 г%).

Для диагностики патологических явлений используют величину скорости оседания эритроцитов (СОЭ) крови. В норме величина СОЭ у мужчин равна 3—10 мм/ч, у женщин — 7—12 мм/ч. Увеличение СОЭ является признаком воспаления.

Лейкоциты — ядерные белые кровяные тельца, не имеющие постоянной формы, способные проникать между клетками эндотелия капилляров и активно перемещаться во все части тела. В 1 мм^3 крови содержится 4—9 тыс. лейкоцитов, однако их число может изменяться после приема пищи, мышечной работы, во время сильных эмоций *(физиологический лейкоцитоз)*. При инфекционных заболеваниях их число резко увеличивается *(патологический лейкоцитоз)*. При лучевой болезни, опухолях наблюдается значительное уменьшение числа лейкоцитов *(лейкопения)*.

Лейкоциты образуются в красном костном мозге, селезенке, лимфатических узлах, а разрушаются в селезенке и очагах воспаления. Продолжительность жизни 5—9 суток, некоторые виды лейкоцитов существуют годами.

Лейкоциты делят на два типа: *зернистые* (гранулоциты) и *незернистые* (агранулоциты). Зернистые лейкоциты представлены *нейтрофилами* (50—79 % всех лейкоцитов), *эозинофилами* (0,5—5 %), *базофилами* (0—1 %). В группу незернистых лейкоцитов входят *моноциты* (3—11 %) и *лимфоциты* (19—37 %). У здоровых людей соотношение между всеми видами лейкоцитов довольно постоянно, и изменение его служит признаком различных заболеваний. Процентное соотношение разных видов лейкоцитов называется *лейкоцитарной формулой*.

Функция лейкоцитов — защита от микроорганизмов, чужеродных белков, инородных тел, которая выполняется за счет фагоцитоза и выработки антител.

Фагоцитоз — поглощение лейкоцитами чужеродных частиц и их внутриклеточное переваривание. Явление фагоцитоза было открыто И. И. Мечниковым. Наибольшей способностью к фагоцитозу обладают нейтрофилы, моноциты и эозинофилы. Они обеспечивают *клеточный иммунитет*.

Другой формой защиты является *гуморальный иммунитет*, осуществляемый лимфоцитами. Лимфоциты — центральное звено иммунной системы организма. Они образуют защитные белки — *антитела*, или иммуноглобулины, которые разрушают чужеродные белки, обеспечивают реакцию отторжения трансплантата и уничтожение естественных мутантных клеток. Лимфоциты обладают иммунной памятью, то есть способностью отвечать усиленной реакцией на повторную встречу с чужеродным телом. Эту функцию они выполняют благодаря тому, что, в отличие от других лейкоцитов, живут не несколько дней, а 20 и более лет (некоторые на протяжении всей жизни человека).

По функции и месту созревания лимфоциты разделяются на *Т-лимфоциты* (тимусзависимые) и *В-лимфоциты* (бурсозависимые). Оба вида лимфоцитов образуются в костном мозге из стволовых клеток-предшественниц. Дифференцировка Т-лимфоцитов происходит в вилочковой железе (тимусе).

Различают несколько разновидностей.

Т-киллеры (убийцы) способны убивать чужеродные клетки, например опухолевые, клетки-мутанты, клетки чужеродных тканей трансплантантов.

Т-супрессоры (угнетатели) блокируют чрезмерные реакции В-лимфоцитов, поддерживая гармоническое развитие иммунитета.

Т-хелперы (помощники) регулируют реакции иммунитета. При болезни СПИД поражаются Т-хелперы, что подавляет иммунитет.

В-лимфоциты проходят дифференцировку в лимфоидной ткани кишечника, аппендикса, миндалин, нёбно-глоточного кольца. Основная функция В-лимфоцитов — создание гуморального иммунитета путем выработки антител. После встречи с антигеном В-лимфоциты мигрируют в селезенку, лимфатические узлы, где размножаются и превращаются в плазматические клетки, образующие антитела.

Иммунитет — способность организма защищаться от живых тел, веществ, которые несут генетически чужеродную информацию (бактерии, вирусы, белки, клетки-мутанты и др.).

Различают следующие защитные механизмы, обеспечивающие иммунитет.

Воспалительная реакция, основанная на фагоцитарной активности лейкоцитов. При этом лейкоциты гибнут, освобождая лизосомные ферменты, разрушающие окружающие ткани. В очаге воспаления возникает повышение температуры, покраснение и формируется гнойник. Гной — это скопление погибших лейкоцитов и продуктов распада тканей.

Специфические механизмы развиваются в ответ на проникновение инфекционных агентов, в виде клеточного и гуморального иммунитета.

В зависимости от происхождения различают следующие *виды иммунитета*:

1. *Естественный* иммунитет (прочный) бывает: *врожденный* — невосприимчивость к заболеванию, полученная организмом ребенка по наследству от матери, и *приобретенный (постинфекционный)* после перенесенного заболевания.
2. *Искусственный* иммунитет бывает: *активный (вакцинация)* — введение ослабленных или убитых возбудителей болезни. В этом случае организм, которому ввели ту или иную вакцину, легко переболевает благодаря активной выработке антител против этого возбудителя болезни; длительный, как постинфекционный и *пассивный (иммунизация)* — введение лечебной сыворотки с уже содержащимися в них готовыми антителами против этого заболевания. Такой иммунитет будет сохранен до тех пор, пока не погибнут антитела (один-два месяца).

Тромбоциты (красные кровяные пластинки) — самые мелкие клетки крови диаметром 2—5 мкм, безъядерные. В 1 мм³ крови находится 200—300 тыс. тромбоцитов. Образуются в красном костном мозге. Разрушаются в селезенке и в местах повреждения кровеносных сосудов. Живут около восьми суток.

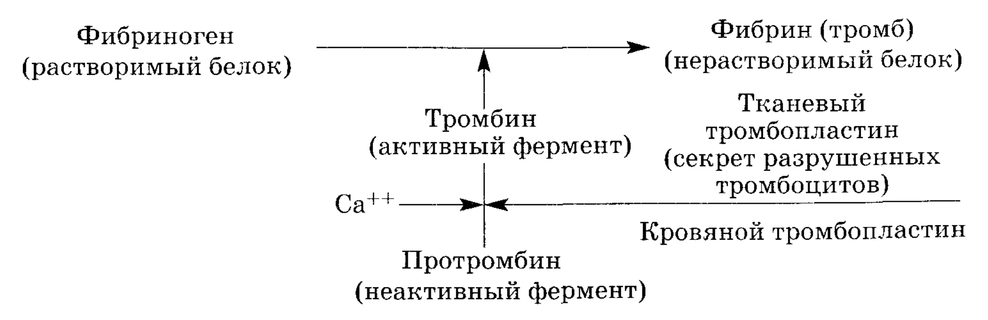
Функции: участие в свертывании крови; закупорка поврежденных стенок сосудов.

Механизм свертывания крови

Свертывание крови является важной защитной реакцией организма, препятствующей кровопотере и таким образом сохраняющей постоянство объема циркулирующей крови.

Сущность ферментативного процесса свертывания крови заключается в переходе растворимого белка плазмы крови *фибриногена* в нерастворимый белок *фибрин*, образующий основу кровяного сгустка — *тромба*.

При разрыве тканей и стенок сосудов, повреждении эритроцитов и тромбоцитов высвобождается *тромбопластин*, который совместно с определенными плазменными факторами (VII, V, X) и ионами Ca^{2+} способствует образованию фермента *протромбиназы* (фаза I). Протромбиназа при участии факторов V, X и Ca^{2+} превращает неактивный фермент *протромбин*, образуемый клетками печени при участии витамина K, в активный фермент *тромбин* (фаза II). Превращение *фибриногена* в *фибрин* при участии тромбина и ионов Ca^{2+} (фаза III).



Свертывание крови представляет собой цепной ферментативный процесс, обязательным условием которого является наличие всех 13 плазменных факторов. Генетический дефицит факторов VIII, IX и XI приводит к несвертываемости крови — гемофилии формы A, B и C соответственно.

Процесс свертывания крови регулируется нервной системой и гормонами желез внутренней секреции.

В крови имеется также антисвертывающая система. Одним из мощных антикоагулянтов является гепарин, образуемый базофилами и тучными клетками соединительной ткани. При патологии системы возникают внутренние тромбы, например в сосудах сердца (инфаркт миокарда), мозговых сосудах (инсульт), легочной артерии и т. д.

Группы крови человека

При большой кровопотере необходимо переливание крови. Причины неудач и тяжелых осложнений при переливании крови были выявлены в 1901 г. австрийцем К. Ландштейнером и в 1903 г. чехом Я. Янским. Они показали, что при смешивании крови разных людей часто наблюдается склеивание эритроцитов друг с другом — *агглютинация*. Исследования выявили, что на мембране эритроцитов содержатся агглютинируемые факторы белковой природы — *агглютиногены (антигены)* А и В. В эритроцитах разных людей они могут быть по одному, вместе либо отсутствовать. В плазме крови были обнаружены *агглютинины (антитела)* — α и β. В крови разных людей они могут быть по одному, вместе либо отсутствовать. Агглютиноген А (В) и агглютинин α (β) называются *одноименными*.

Агглютинин α склеивает эритроциты с агглютиногеном А, а агглютинин β склеивает эритроциты с агглютиногеном В. Поэтому в крови каждого человека находятся разноименные агглютиноген и агглютинин. У людей имеются четыре их комбинации, или группы: I (0) группа — эритроциты не содержат агглютиногенов А и В, а в плазме имеются агглютинины α и β; II (А) группа — в эритроцитах имеется агглютиноген А, в плазме — агглютинин β; III (В) группа — соответственно агглютиноген В и агглютинин α; IV (АВ) группа — в эритроцитах имеются агглютиногены А и В, агглютинины отсутствуют.

Группа крови (система АВ0)	I	II	III	IV
В мембранах эритроцитов (агглютиногены А и В)	0	А	В	АВ
В плазме (агглютинины α и β)	α и β	β	α	0

Как видно из таблицы, агглютинация (склеивание) эритроцитов происходит в том случае, когда эритроциты донора (дающего кровь) встречаются с одноименными агглютининами реципиента (получающего кровь).

Людям I группы крови можно переливать кровь только этой группы. Кровь I группы можно переливать людям всех групп. Поэтому людей с I группой крови называют *универсальными донорами*. Людям с IV группой крови можно переливать кровь всех групп, поэтому их называют *универсальными реципиентами*.

К настоящему времени выявлено более 200 различных агглютиногенов, не входящих в систему АВ0. Одним из них является резус-фактор (Rh). Он обнаружен у 85 % людей (резус-положительная кровь, Rh^+), 15 % людей имеют резус-отрицательную кровь (Rh^-). В этом случае в крови реципиента вырабатываются иммунные антирезус-агглютинины, вызывающие внутрисосудистое свертывание крови.

Наличие или отсутствие системы Rh-агглютиногенов учитывают при переливании крови, наряду с групповой принадлежностью по АВ0. Rh-отрицательному больному нужно переливать кровь Rh-отрицательного донора. Rh-принадлежность имеет особое значение при взаимоотношениях матери и плода. Резус-конфликт возникает в случае, если мать имеет Rh^-, а плод Rh^+. Организм матери в ответ на внедрение чужеродного белка вырабатывает специфические антирезус антитела. Эти антитела могут проникать через сосуды плаценты, и поэтому во время последующих беременностей эритроциты плода могут подвергаться их действию, в результате чего возникает их агглютинация с последующим гемолизом. Возникает иммунологический конфликт, следствием которого являются гемолитическая желтуха, водянка новорожденного или выкидыши.

Дыхание

Дыхание — это совокупность физиологических процессов, обеспечивающих между организмом и окружающей средой сложную цепь биохимических реакций с участием кислорода.

Функции дыхания: обеспечение организма кислородом и использование его в окислительно-восстановительных процессах; образование и удаление из организма избытка двуокиси углерода; окисление (распад) органических соединений с высвобождением энергии, необходимой для осуществления физиологических функций организма; удаление некоторых конечных продуктов обмена веществ: паров воды, аммиака, сероводорода и других газов.

Этапы процесса дыхания:

1. Внешнее дыхание — это газообмен между атмосферным воздухом и кровью, благодаря которому венозная кровь превращается в артериальную кровь, богатую кислородом. Включает вентиляцию легких, легочное дыхание (газообмен в легких).
2. Транспорт газов кровью — перенос кислорода от легких к тканям и углекислого газа из тканей к легким. Включает газообмен между альвеолярным воздухом и кровью легочных капилляров; движение по органам кровообращения; переход газов из кровеносных капилляров органа в клетки.
3. Внутреннее дыхание (тканевое) — это газообмен между кровью и тканями, связанный с потреблением кислорода митохондриями при аэробном окислении и высвобождением углекислого газа, воды, азотсодержащих продуктов из клеток, а также энергии в виде АТФ.

Система органов дыхания включает легкие и дыхательные (воздухоносные) пути: *носовую полость*; *носоглотку*, *глотку*; *гортань*; *трахею* и *бронхи* (рис. 172).

Носовая полость образована лицевыми костями, хрящами и разделена носовой перегородкой на две симметричные половины, которые спереди сообщаются с атмосферой через ноздри, сзади — с глоткой через хоаны.

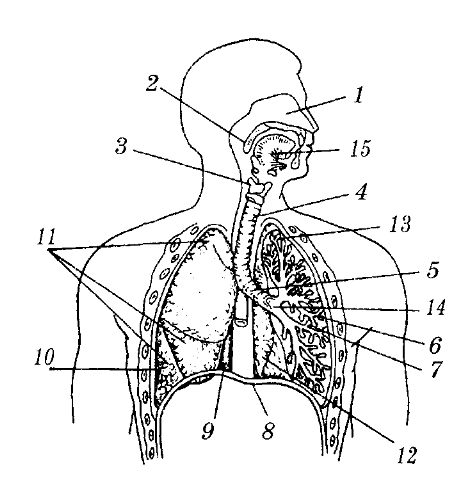


Рис. 172. Схема строения дыхательных путей: *1* — носовая полость; *2* — мягкое нёбо; *3* — гортань; *4* — трахея; *5* — левый главный бронх; *6* — бронхиола; *7* — альвеолы; *8* — диафрагма; *9* — пристеночная плевра; *10* — легочная плевра; *11* — три доли правого легкого; *12* — сердечная вырезка; *13* — верхушка легкого; *14* — корень легкого; *15* — язык

В полость носа открывается носослезный канал, по которому выводится избыток слезной жидкости. В каждой половине имеются три носовые раковины (верхняя, средняя, нижняя), которые образуют три носовых хода:

верхний — образует обонятельную полость (до 125 млн рецепторов обоняния);

средние и нижние — дыхательную полость.

Слизистая оболочка носа выстлана мерцательным эпителием, содержит секрет слизистых клеток, обволакивающих частички пыли и увлажняющих воздух, большое число кровеносных сосудов, обеспечивающих согревание и очищение воздуха. Дыхание происходит в норме через нос, но можно и через рот. Через хоаны воздух проходит в носоглотку, далее в гортань. Воздух, поступивший через рот, не очищается, не согревается и приводит к заболеванию организма.

Гортань — располагается на передней поверхности шеи (на уровне IV–VI шейного позвонка), представляет собой полый орган, выполняющий функции канала — для прохождения воздуха; голосового аппарата; участия в акте глотания.

Стенки гортани образуют:

1. *Хрящи*, подвижно соединенные между собой при помощи связок и суставов. Различают непарные (щитовидный, перстневидный, надгортанник) и парные (черпаловидные, рожковые, клиновидные).

Щитовидный хрящ состоит из двух пластинок и срастается спереди под углом (кадык у мужчин). Надгортанник — листовидная пластинка, отделяющая гортань от глотки и прикрывающая отверстие гортани. Хрящи могут изменять свое положение относительно друг друга.

2. *Эластическая мембрана*, соединяющая хрящи изнутри (ее волокна образуют *голосовые связки*). В средней части гортани имеется на боковых стенках две пары складок, образованные верхними (ложными) и нижними (истинными) голосовыми связками, натянутыми между щитовидными и черпаловидными хрящами. Пространство между связками называется голосовой щелью.

Образование звука. Воздух во время выдоха проходит через голосовую щель и вызывает колебание голосовых связок, вследствие чего возникает звук. Чем короче голосовые связки, тем выше их звук. Частота колебаний связок от 80 до 10 000 Гц. В гортани происходит лишь образование звука. В формировании членораздельной речи участвуют носовая полость, губы, язык, мягкое нёбо, мимические мышцы.

3. *Поперечно-полосатые мышцы*, обеспечивающие движение хрящей и голосовых связок.

4. *Слизистая оболочка* (мерцательный эпителий), выстилающая гортань изнутри, богатая железами и лимфоидными узелками.

Трахея — трубка (10—15 см), состоящая из 16—20 хрящевых полуколец, незамкнутых, так как сзади расположен пищевод. При прохождении пищевого комка пищевод может расширяться и внедряться в просвет трахеи. Сверху трахея прикрепляется к перстневидному хрящу за счет связки между VI—VII шейным позвонком. Снизу, на уровне IV—V грудного позвонка, трахея переходит в бронхи. Слизистая оболочка содержит клетки лимфоидной ткани и состоит из мерцательного эпителия. Ее клетки вырабатывают слизь, задерживающую посторонние частицы. В трахее выделяется два отдела: шейный и грудной.

В грудной полости трахея располагается в средостении, где спереди прилегает вилочковая железа, аорта и левая плечеголовная вена.

Бронхи. Трахея делится на два главных бронха — левый и правый. Правый бронх отходит под меньшим углом, чем левый, поэтому инородные тела чаще попадают в правый бронх.

Бронхи входят в ворота легкого и разделяются по числу основных долей легкого на три долевых бронха: одно — в правом легком и два — в левом. Крупные бронхи по строению напоминают трахею. По мере уменьшения диаметров бронхов вместо хрящевых полуколец в их стенке появляются хрящевые пластинки, которые исчезают в бронхиолах. Бронхи II порядка переходят в бронхи III порядка (сегментарные бронхи), далее переходят в концевые бронхиолы, образуя бронхиальное дерево.

Легкие — парный орган в форме конуса, располагающийся в грудной клетке. Правое легкое короче и тоньше, чем левое. Легкие делятся щелями на доли: правое — на три доли, левое — на две. Доли делятся на бронхолегочные сегменты (правое — 10 сегментов, левое — 9 сегментов). Сегменты состоят из первичных долек. Дольки легких отделены друг от друга прослойками соединительной ткани. На внутренней поверхности находятся ворота легкого, через которые проходят бронхи, кровеносные сосуды, лимфатические сосуды, нервы, составляя вместе корень легкого.

Ткань легких образована ветвящимися бронхами и альвеолами. Стенки мельчайших бронхиол и альвеолярных ходов образуют пузырьки (диаметром 0,2—0,35 мм) — альвеолы, которые очень плотно прилегают друг к другу и густо оплетены сетью кровеносных капилляров. Каждый капилляр соприкасается с одной или несколькими альвеолами, что обеспечивает оптимальные условия для газообмена. Внутренняя поверхность стенки

альвеолы выстлана плоским однослойным эпителием и пронизана эластическими волокнами. Клетки эпителия выделяют в полость альвеол сурфактант (фосфолипидной природы), препятствующий слипанию стенок и обладающий бактерицидным действием. В выстилке альвеол присутствуют альвеолярные макрофаги, которые фагоцитируют инородные частички и отработанный сурфактант. В одном легком находится 300—350 млн альвеол, общая поверхность обоих легких составляет от 40 м^2 при выдохе до 120 м^2 при вдохе.

Морфологической и функциональной единицей легкого является ацинус — система разветвлений одной концевой бронхиолы. Ацинус начинается бронхиолой, переходящей в разветвления альвеолярных ходов, которые заканчиваются альвеолярными мешочками. 12—18 ацинусов образуют легочную дольку.

Соединительнотканная оболочка легкого *(плевра)* состоит из двух листков. Первый, внутренний *(висцеральный)*, плотно срастается с легочной тканью, прикрывает легкое и заходит в борозды. Наружный *(париетальный, пристеночный)* срастается со стенками грудной полости и делится на реберную (покрывает ребра), диафрагмальную (покрывает диафрагму), средостенную медиастинальную (покрывает средостение).

Средостение — это комплекс органов, расположенных между правым и левым листками медиастинальной плевры (сердце, пищевод, дуга аорты, вилочковая железа, нервы и т. д.).

Между листками плевры имеется полость, содержащая серозную жидкость, которая уменьшает трение между листками плевры при дыхании, создает отрицательное давление, поэтому легкие постоянно растянуты, так как давление в межплевральной полости всегда чуть ниже атмосферного (атмосферное давление при этом принимают за нулевое). Легочная ткань обладает большой эластичностью, противодействуя растяжению, и уменьшает величину давления воздуха (760 мм рт. ст.) на 4—9 мм рт. ст. (756—751 мм рт. ст.). Чем сильнее растягиваются легкие, тем выше становится их эластическая тяга и тем меньше меняется давление в плевральной полости. Во время вдоха оно равно 9 мм рт. ст., во время выдоха — 4 мм рт. ст.

Механизм вдоха и выдоха

В легких нет мышечной ткани, поэтому они не могут самостоятельно сокращаться. Обмен газами между атмосферным и альвеолярным воздухом происходит благодаря изменению объема грудной полости во время вдоха и выдоха. Активная роль в этих процессах принадлежит скелетной мускулатуре.

Акт вдоха обеспечивается одновременным сокращением наружных межреберных мышц, приподнимающих ребра и слегка отводящих их в сторону, а также сокращением диафрагмы (уплощается, опускается), что приводит к расширению грудной клетки. Благодаря эластичности легких, замкнутости межплевральной полости и наличию в ней отрицательного давления легкие следуют за движущимися стенками грудной клетки и пассивно растягиваются. Давление воздуха в альвеолах легких вследствие их растяжения становится ниже атмосферного, что приводит к поступлению воздуха из окружающей среды в легкие — происходит вдох.

Следует отметить, что расширение грудной клетки как при спонтанном, так и при усиленном дыхании требует участия дыхательных мышц. Это значит, что вдох — всегда процесс активный.

Акт выдоха начинается с расслабления наружных межреберных мышц и диафрагмы. Вследствие этого под действием эластических сил легких, давления внутренних органов, силы тяжести грудной клетки объем ее уменьшается, давление воздуха в легких становится выше атмосферного и воздух выходит в окружающую среду. Выдох во время спокойного дыхания происходит при расслаблении дыхательных мышц, т. е. пассивно. Приподнятая и расширенная грудная клетка в силу своей тяжести опускается.

При усиленном дыхании, когда нужно увеличить объем выдоха, одного пассивного механизма недостаточно. Дополнительно должны действовать внутренние межреберные косые мышцы и мышцы брюшной стенки. При кашле, чихании задействованы мышцы брюшного пресса: диафрагма резко поднимается, грудная клетка опускается.

Итак, выдох может быть пассивным (без участия дыхательных мышц) или активным, в зависимости от уровня метаболизма в организме. Если после выдоха дыхательные мышцы остаются расслабленными, то наступает дыхательная пауза. Давление воздуха в легких в промежутках между выдохом и вдохом равно атмосферному, так как наружный воздух и воздух в легких свободно сообщаются между собой.

Вентиляция легких — это газообмен между атмосферным и альвеолярным воздухом. Показателями вентиляции легких являются минутный объем дыхания (МОД), который определяется как произведение дыхательного объема на число дыханий в минуту. В течение одной минуты человек вдыхает и выдыхает 5—8 л воздуха. При интенсивной физической нагрузке МОД может достигать 20—80 л/мин. Частота дыхательных движений у взрослого человека в покое составляет 12—16 в минуту.

Интенсивность вентиляции легких характеризуют:

1. *Глубина и частота дыхания*, которые зависят от нейрогуморальной регуляции, парциального давления кислорода в атмосфере; возраста и пола (у новорожденных 40—50 дыхательных движений в минуту, у подростка 18—20, у взрослого 15—18); физической нагрузки (при увеличении мышечной работы глубина и частота дыхания увеличиваются, во сне — уменьшаются) и физического состояния человека (у тренированных людей ЖЕЛ увеличивается; дыхание становится более редким и глубоким).

Жизненная емкость легких

Возраст	ЖЕЛ
Дети 5–6 лет	1,2 л
Женщины	2,5–3,5 л
Мужчины	4,0–5,0 л
Спортсмены	5,5–7 л

2. *Соотношение дыхательного объема и объема вентилируемого пространства.*
3. *Жизненная емкость легких (ЖЕЛ)*, измерение которой осуществляется методом спирометрии с помощью специального прибора — спирометра. *Жизненная емкость легких (ЖЕЛ)* — это наибольшее количество воздуха, которое человек может выдохнуть после самого глубокого вдоха. Этот показатель характеризует состояние аппарата внешнего дыхания человека (легких и грудной клетки с дыхательными мышцами).

ЖЕЛ складывается из трех легочных объемов:

Жизненная емкость = Дыхательный объем + Резервный объем выдоха + Резервный объем вдоха

Дыхательный объем (1500 см^3) — это объем вдоха после спокойного выдоха.

Резервный объем выдоха (1500 см^3) — объем воздуха, который можно дополнительно выдохнуть после спокойного выдоха.

Резервный объем вдоха (1500 см^3) — объем воздуха, который можно дополнительно вдохнуть после спокойного вдоха. ЖЕЛ зависит от пола, возраста, состояния тренированности и роста. У спортсменов ЖЕЛ увеличивается и создаются условия для более глубокого дыхания, что связано с развитием дыхательной мускулатуры.

Общая емкость легких = ЖЕЛ + Остаточный объем воздуха

Остаточный объем (1000—1500 см^3) — это объем воздуха, который остается после интенсивного выдоха. Удалить его практически невозможно, поэтому легочная ткань в воде не тонет. Возникает после первого вдоха новорожденного.

Мертвое пространство — это объем дыхательных путей (трахеи, бронхов, бронхиол), в котором не происходит процесс газообмена между воздухом и кровью. Составляет 140—150 см^3, или $^1/_3$ дыхательного объема при спокойном дыхании.

Газообмен в легких и тканях

Газообмен осуществляется по механизму диффузии. Если над жидкостью находится смесь газов, то каждый газ растворяется в жидкости соответственно его парциальному давлению. Парциальное давление — это то давление газа, которое приходится на его долю от общего давления смеси газов. Оно пропорционально содержанию каждого газа в смеси. По законам движения газы из области с высоким парциальным давлением переходят в область с низким парциальным давлением. Поэтому вдыхаемый (атмосферный) и выдыхаемый воздух отличаются по содержанию в нем O_2 и CO_2.

В результате газообмена состав воздуха в альвеолах изменяется (рис. 173). В воздухе альвеол содержание O_2 выше, чем в венозной крови, поступающей в легкие, вследствие чего O_2 диффундирует через стенки альвеол и кровеносных капилляров из альвеолярного воздуха в кровь, где соединяется с гемоглобином, образуя непрочное, диссоциирующее соединение — оксигемоглобин $HB(O_2)_4$. В этой форме он транспортируется тканям. В тканях оксигемоглобин легко отдает O_2 (за счет разности парциального давления) и превращается в восстановленный карбогемоглобин, который вновь транспортируется к легким. Большая часть CO_2 транспортируется кровью в виде карбонатов, которые распадаются в легких под действием фермента карбоангидразы; около 30 % CO_2 транспортируется в виде карбогемоглобина ($HBCO_2$). В легких CO_2 диффундирует из крови в воздух альвеол (где его содержание ниже, чем в крови).

Регуляция дыхания осуществляется нейрогуморальным путем, что обеспечивает ритмический характер дыхания и изменение его интенсивности в зависимости от изменений внешних условий и внутреннего состояния организма.

Нервная регуляция осуществляется по рефлекторному принципу. Дыхательный центр расположен в продолговатом мозге, разделен на два отдела: инспираторный (вдоха) и экспираторный (выдоха), связанные между собой реципрокным взаимоотношением (один, работая, тормозит другой). К дыхательному центру также относится группа клеток верхней части варолиева моста — это так называемый центр пневмотаксиса.

Возбуждение от нейронов дыхательного центра передается к двигательным нейронам спинного мозга, аксоны которых иннервируют дыхательные мышцы.

Дыхательному центру свойственна автоматия, т. е. способность генерировать ритмические импульсы без поступления в него каких-либо возбуждений, что лежит в основе ритмического чередования вдоха и выдоха.

Произвольная регуляция частоты и глубины дыхания осуществля-

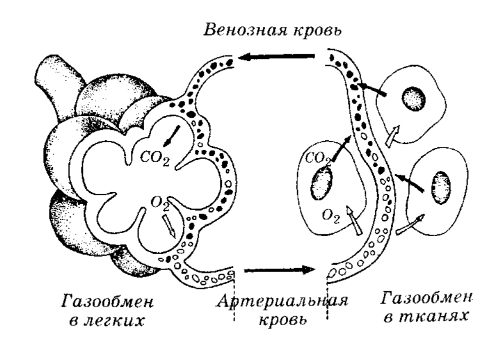


Рис. 173. Схема газообмена в организме

Содержание вдыхаемого и выдыхаемого воздуха в нормальных условиях

Воздух	Содержание газов, %		
	кислород (O_2)	двуокись углерода (CO_2)	азот (N_2) и инертные газы
Вдыхаемый	20,94	0,03	79,03
Выдыхаемый	16,30	4,00	79,70
Альвеолярный	14,20	5,60	80,40

ется корой больших полушарий. Мы можем произвольно ускорить или остановить дыхание, например форсированное дыхание при нырянии, обучении пению, постановке речи и др.

На деятельность дыхательного центра влияет также информация, поступающая к нему от различных механорецепторов. Такие рецепторы находятся в ткани легких (рецепторы растяжения), в межреберных мышцах (проприорецепторы), в верхних дыхательных путях, в сосудах (барорецепторы). В них возникают сигналы, которые поступают в дыхательный центр продолговатого мозга. Они участвуют также в формировании ряда защитных рефлексов (чихание, кашель и т. д.).

Гуморальная регуляция дыхательного центра осуществляется через кровь. Специфическим регулятором дыхательного центра является CO_2. Увеличение его содержания в артериальной крови вызывает учащение и углубление дыхания.

Пищеварение

Вещества, необходимые для поддержания основных жизненных функций, организм получает в виде пищи и воды. Минеральные соли, вода и витамины усваиваются в организме в неизменном виде, а высокомолекулярные органические вещества только после предварительного расщепления.

Пищеварение — это сложный физиологический процесс, в ходе которого пища, поступающая в организм, подвергается химическим и физическим изменениям и всасывается в кровь или лимфу. Процессы пищеварения осуществляет пищеварительная система.

Пищеварительная система — это совокупность органов пищеварения и связанных с ними пищеварительных желез.

Функции пищеварительной системы (рис. 174):

1. Механическая (моторная) — осуществляется мускулатурой пищеварительного тракта и обеспечивает измельчение пищи (жевание); передвижение пищи вдоль пищеварительного тракта (глотание, перистальтика); выделение непереваренных остатков.

2. Секреторная (химическая) — расщепление белков, жиров, углеводов под воздействием ферментов.

3. Всасывающая — осуществляется слизистой оболочкой ротовой полости, желудка, тонкого и толстого кишечника.

4. Экскреторная — выведение из внутренней среды веществ в просвет желудочно-кишечного тракта.

I. *Пищеварительный канал* (тракт), по которому перемещается пищевой комок, включает: полость рта с образующими ее органами, глотку, пищевод, желудок, тонкую и толстую кишки.

II. *Пищеварительные железы*, протоки которых открываются в просвет пищеварительного тракта: слюнные железы, печень, поджелудочная железа.

Стенка пищеварительного канала состоит из трех слоев: *наружный* (соединительнотканный) отделяет пищеварительный тракт от окружающих тканей и органов; *средний* (мышечный); *внутренний* (слизистая оболочка).

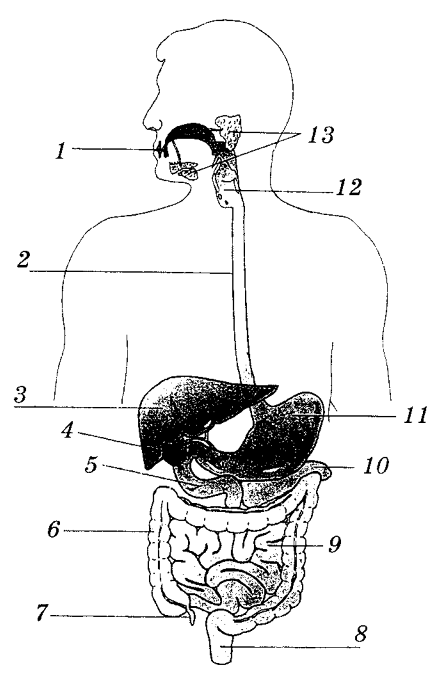


Рис. 174. Строение пищеварительной системы: *1* — ротовая полость; *2* — пищевод; *3* — печень; *4* — желчный пузырь; *5* — двенадцатиперстная кишка; *6* — толстая кишка; *7* — аппендикс; *8* — прямая кишка; *9* — тонкая кишка; *10* — поджелудочная железа; *11* — желудок; *12* — глотка; *13* — слюнные железы

Полость рта

В ротовой полости происходят: определение вкусовых качеств пищи (вкусовые рецепторы языка), размельчение пищи (зубами, языком), формирование пищевого комка, начальные этапы переваривания пищи (расщепление углеводов под действием амилазы слюны), глотание (рефлекторный акт, обеспечивающий прохождение пищевого комка в пищевод).

Ротовая полость включает два отдела: *преддверие рта* (щель между губами и щеками снаружи, зубами и деснами изнутри) и *собственно полость рта* (от передних зубов до зева, ограничивающего вход в глотку). Передняя и боковая стенки полости рта образованы зубами и деснами, верхняя стенка — твердым и мягким нёбом, а нижняя —

мышцами диафрагмы рта. Нёбные кости отделяют носовую полость от ротовой. В ротовой полости находятся зубы, язык и слюнные железы.

Зубы — костные образования, служащие для захвата, удержания и пережевывания пищи, а также принимающие участие в звукообразовании.

У новорожденных зубов нет. С пяти месяцев начинают появляться молочные зубы, которые вырастают к 3 годам. У ребенка 20 молочных зубов: два резца, один малый коренной зуб и два больших коренных зуба на каждой стороне челюсти. После 6 лет начинается замена молочных зубов на постоянные, которая заканчивается к 12—13 годам. У взрослых людей по 28—32 постоянных зуба. Последние зубы (зубы мудрости) вырастают к 20—30 годам.

Зубная формула обозначает зубы одной стороны обеих челюстей: два резца, один клык, два малых и три больших коренных зуба. Резцы, клыки, малые коренные зубы имеют по одному корню, большие коренные зубы — по два-три корня.

$$\frac{2\,1\,2\,3}{2\,1\,2\,3}$$

Зубы располагаются в зубных альвеолах челюстей и состоят из трех частей: коронки, шейки и корня. Внутри зуба имеется полость. Коронка зуба снаружи покрыта твердой эмалью, служащей для предохранения зуба от стирания, проникновения микробов. Основную массу зуба составляет дентин — твердое костное вещество. Внутри зуба — полости, заполненной пульпой, — находятся кровеносные сосуды и нервы. Корень зуба прочно сращен с зубной альвеолой при помощи ее надкостницы — периодонта — и покрыт цементом.

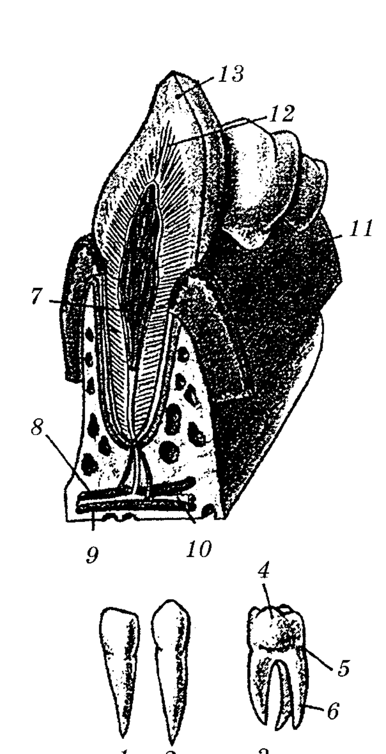


Рис. 175. Внешнее и внутреннее строение зубов: *1* — резец; *2* — клык; *3* — коренной зуб; *4* — коронка; *5* — шейка; *6* — корень; 7 — пульпа; 8 — артерия; *9* — вена; *10* — нерв; *11* — десна; *12* — дентин; *13* — эмаль

Язык — мышечный орган, покрытый слизистой оболочкой, содержащей вкусовые рецепторы. У языка различают кончик (верхушку), тело и корень. Слизистая оболочка языка образует многочисленные различной формы и величины сосочки (грибовидные, нитевидные, листовидные, желобовидные). Эти сосочки имеют рецепторные клетки, воспринимающие вкусовые раздражения (соленое, сладкое, горькое, кислое).

В слизистой оболочке корня языка располагается язычная миндалина, относящаяся к органам иммунной системы.

Функции языка: орган вкуса и речи; перемешивание пищи и определение степени ее измельчения; участие в акте глотания.

Слюнные железы, протоки которых открываются в полость рта, различают на *малые* (мелкие) слюнные железы (губные, щечные, нёбные, язычные) и *большие* слюнные железы (парные околоушные, подъязычные, поднижнечелюстные).

Средняя длительность пребывания пищи в полости рта 15—18 секунд. За сутки продуцируется 0,5—2,0 л слюны.

Состав и свойства слюны. Слюна — мутноватая жидкость. Ее реакция слабощелочная. Слюна содержит 98,5—99,5 % воды и 0,5—1,5 % сухого вещества. Основную часть сухого вещества составляет муцин. Муцин способствует формированию, склеиванию пищевого комка и облегчает его поступление из полости рта в глотку. В слюне содержатся ферменты амилаза, мальтаза и ионы Na^+, K^+, Ca^{2+}, Cl^- и др. Под воздействием фермента амилазы в щелочной среде начинается расщепление крахмала до дисахаридов (мальтозы). Различные пищевые вещества вызывают неодинаковое по количеству и качеству отделение слюны.

Регуляция слюноотделения. Прием пищи вызывает слюноотделение рефлекторно (И. П. Павлов). От рецепторов полости рта сигналы по чувствительным (афферентным) нервным волокнам в составе тройничного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов передаются в слюноотделительные центры. Нейроны слюноотделительных центров расположены в стволе головного мозга и в сером веществе грудных сегментов боковых рогов спинного мозга. Отсюда сигналы по парасимпатическим (из ствола) и симпатическим (из спинного мозга) волокнам направляются к слюнным железам. Окончания парасимпатических волокон высвобождают биологически активное вещество — ацетилхолин, возбуждающий секреторные клетки слюнных желез. При этом выделяется большое количество жидкой слюны. Окончания симпатических нервных волокон выделяют норадреналин. Под его влиянием образуется небольшое количество густой слюны.

Отделение слюны, возникшее при раздражении механических, химических и температурных рецепторов ротовой полости, носит название безусловного слюноотделительного рефлекса.

Наряду с безусловным слюноотделительным рефлексом существуют условные слюноотделительные рефлексы в ответ на зрительные, обонятельные, слуховые и другие раздражители (вид, запах пищи и т. д.).

Глотание — рефлекторный акт. Пережеванная, смоченная слюной пища превращается в пищевой комок, который движениями языка, губ

и щек попадает на корень языка. Корень языка и мягкое нёбо имеют большое количество чувствительных нервных окончаний. Раздражение, вызываемое пищей, передается в центры глотания продолговатого мозга. Отсюда нервные импульсы по двигательным (эфферентным) нервным волокнам в составе языкоглоточного и блуждающего нервов идут к мышцам глотки и гортани, вызывая акт глотания. В этот момент задерживается дыхание, вход в носовую полость закрывается мягким нёбом, надгортанник закрывает вход в гортань. Если человек во время еды разговаривает, то вход из глотки в гортань не закрывается, и пища может попасть в просвет гортани, в дыхательные пути.

Из ротовой полости пищевой комок попадает в начальную часть глотки и сильным сокращением ее мышц проталкивается в пищевод. Волнообразное сокращение мышц пищевода перемещает пищу в желудок. Весь путь от ротовой полости до желудка твердая пища проходит за 6—8, жидкая — за 2—3 секунды.

Глотка располагается позади полости рта и полости носа, представляет собой воронкообразный канал, сплющенный в переднезаднем направлении, длиной 12—14 см, в котором перекрещиваются дыхательный и пищеварительный пути. На границе между VI и VII шейным позвонком она переходит в пищевод.

В глотке выделяют три отдела: *носовой (носоглотка)* — сюда открываются хоаны и отверстия евстахиевых труб; *ротовой (ротоглотка)* — сообщается с полостью рта через зев; *гортанный* — сообщающийся с входом в гортань и переходящий в пищевод.

Полость глотки выстлана эпителием: в области носоглотки — мерцательным, остальная часть — многослойным плоским эпителием. В слизистой оболочке глотки располагается шесть миндалин — крупные скопления лимфоидной ткани, — образующих глоточное лимфоидное кольцо Пирогова — Вальдейера (парные нёбные и трубные миндалины, одна глоточная миндалина). Это органы иммунной системы.

В стенках глотки имеется хорошо выраженная мышечная оболочка, состоящая из поперечно-полосатых мышечных волокон. При ее сокращении поступивший из полости рта пищевой комок быстро проталкивается в пищевод и далее в желудок.

Пищевод — мышечная трубка длиной 25–30 см, которая начинается на границе между VI, VII шейным позвонком и заканчивается впадением в желудок. Пищевод имеет три сужения: у своего начала, между IV и V грудным позвонком и на уровне пищевого отверстия диафрагмы.

Внутренняя, слизистая оболочка пищевода покрыта неороговевающим многослойным эпителием. Она образует продольные складки, которые позволяют пищеводу расширяться при прохождении пищи. Мышечная оболочка в верхней трети пищевода образована поперечно-полосатыми мышечными волокнами, в нижних отделах — гладкомышечными

клетками. Наружная оболочка пищевода — адвентиция — состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Функция пищевода — активное проведение пищевого комка волнообразными сокращениями стенок пищевода в желудок.

Желудок — расширенная часть пищеварительной трубки, где пища задерживается и перемешивается. Форма желудка может быть различной (конусовидная, удлиненная, крючковидная, изогнутая). Объем желудка от 1,5 до 2,5 л. Форма и размеры желудка зависят от тонуса мускулатуры его стенок, от количества принятой пищи и положения тела.

Желудок имеет две стенки — переднюю и заднюю. Нижний выпуклый край формирует большую кривизну, верхний вогнутый — малую кривизну.

Различают части желудка: *кардиальная часть* — место впадения пищевода; *дно желудка*, или *свод*, который переходит в *тело желудка*; *пилорическая часть* (привратник) — узкая часть перед переходом в тонкую кишку.

Слизистая оболочка желудка покрыта однослойным эпителием и образует многочисленные складки (продольные, поперечные). На ее поверхность открываются многочисленные железы желудка (около 35 млн), выделяющие желудочный сок.

Клетки желез делятся на группы:

- *главные* — выделяют пищеварительные ферменты (пепсин, липазу);
- *обкладочные* (париетальные) — выделяют соляную кислоту;
- *слизистые* (добавочные) — выделяют слизистый секрет муцин;
- *желудочные эндокриноциты* — выделяют биологически активные вещества (серотонин, эндорфин, гастрин, гистамин и др.).

Подслизистая основа у желудка толстая, образована рыхлой соединительной тканью. В стенке желудка гладкая мышечная ткань образует три слоя: наружный — продольный; средний — кольцевой; внутренний — косой (удерживающий от перерастяжения).

В месте перехода в двенадцатиперстную кишку кольцевой слой утолщен и образует *пилорический сфинктер*, который перекрывает выход из желудка в тонкую кишку до переваривания пищи. Снаружи желудок покрыт серозной оболочкой — *брюшиной*.

Пища находится в желудке по четыре — шесть часов. Под действием желудочного сока пища переваривается.

Состав и свойства желудочного сока: бесцветная жидкость, имеющая кислую реакцию благодаря присутствию соляной кислоты (HCl), содержит ферменты: пепсин, гастриксин, липазу, химозин, желатиназу, а также муцин. Ферменты *пепсин* и *гастриксин* расщепляют белки до крупных частиц — полипептидов. *Химозин* створаживает молоко. *Липаза* расщепляет эмульгированные жиры молока на глицерин и жирные кислоты. *Желатиназа* гидролизует желатин (у детей). *Муцин* предохраняет слизистую оболочку желудка от самопереваривания. Благодаря наличию

соляной кислоты желудочный сок обладает высокими бактерицидными свойствами. В течение суток выделяется 1,5—2,5 л желудочного сока.

При отсутствии в желудке пищи содержимое желудка имеет нейтральную или слабощелочную реакцию. Железы желудка начинают выделять желудочный сок уже через пять — десять минут после начала еды. Секреция продолжается все время, пока пища находится в желудке. Жир, крепкие растворы сахара, а также отрицательные эмоции (гнев, печаль) задерживают, тормозят образование желудочного сока, бульоны из мясных и овощных продуктов — ускоряют.

Выделение желудочного сока происходит не только во время еды, но и при запахе пищи, ее виде, даже при разговоре о еде. В этих случаях желудочный сок выделяется в результате условно-рефлекторной деятельности организма.

При попадании в желудок недоброкачественной пищи происходит обратная перистальтика, возникает рвота, которая является защитной рефлекторной реакцией организма.

Из желудка пища поступает в кишку.

Тонкая кишка образует множество петель, которые занимают большую часть объема брюшной полости. Ее длина от 2,2 до 4,4 м, диаметр — 2,7—4,7 см. Начинается она от привратника желудка и заканчивается впадением в начальный отдел толстой (слепой) кишки. В тонкой кишке заканчиваются процессы переваривания пищи, и продукты расщепления всасываются в кровь и лимфу.

Выделяют следующие отделы кишечника: *двенадцатиперстная кишка* (располагается позади брюшины), изогнутой формы, длиной 25—30 см. В продольную складку слизистой оболочки задней стенки кишки открываются общий желчный проток и проток поджелудочной железы; *тощая кишка*; *подвздошная кишка*.

Тощая и подвздошная кишки не имеют между собой видимой границы. Располагаются в средних отделах брюшной полости, где образуют 14—16 петель, прикрытых спереди большим сальником. Петли тощей кишки расположены в левой части живота, петли подвздошной — в правой. Эти два отдела называют *брыжеечной частью* тонкой кишки.

В стенке тонкого кишечника два слоя гладких мышц: наружный — продольный, внутренний — кольцевой. Слизистая оболочка покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, образует около 700 круговых складок, которые увеличивают площадь пищеварительной поверхности. Слизистая оболочка образует выросты — ворсинки высотой 0,3—1,2 мм (от 18 до 40 на 1 мм^2), увеличивающие всасывающую поверхность (до 10 м^2 у взрослого человека). В каждой ворсинке имеется густая сеть кровеносных капилляров и лимфатический капилляр, в которые всасываются продукты переваривания пищи.

В начальный отдел тонкой кишки выделяются желчь, панкреатический сок и секрет собственных желез двенадцатиперстной кишки. Образование секретов и поступление их в двенадцатиперстную кишку регулируются сигналами из стенок кишки, а также гормонами, выделяемыми ее эндокринными клетками.

Состав и свойства желчи. Желчь образуется в печени и поступает в желчный пузырь в жидком виде, имеет золотисто-желтый цвет, содержит желчные кислоты, пигменты, холестерин и другие вещества. В течение суток образуется 0,5–1,2 л желчи. Желчь активирует пищеварительные ферменты, эмульгирует жиры до мельчайших капель и способствует их всасыванию, замедляет гнилостные процессы, усиливает перистальтику тонкой кишки.

Образование желчи и поступление ее в тонкую кишку стимулируются наличием пищи в желудке и двенадцатиперстной кишке, а также видом и запахом пищи. Регулируются эти процессы нервными и гуморальными путями.

Панкреатический сок (сок поджелудочной железы) — это бесцветная прозрачная жидкость щелочной реакции, содержит пищеварительные ферменты, окончательно переваривающие белки, жиры и углеводы. Под воздействием ферментов *трипсина* и *химотрипсина* белки расщепляются до аминокислот. Липаза расщепляет жиры до глицерина и жирных кислот. *Амилаза*, *мальтаза*, *лактаза*, *сахараза* расщепляют углеводы до моносахаридов. Секреция сока поджелудочной железы начинается через 2–3 мин после начала еды. Выделение панкреатического сока происходит в ответ на раздражение слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки пищевой кашицей. В результате химического и механического воздействия пищи в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки образуются биологически активные вещества *секретин* и *панкреозимин*, которые с током крови попадают в поджелудочную железу и вызывают секрецию пищеварительных ферментов.

Активную роль в переваривании пищи играют ферменты, выделяемые железами двенадцатиперстной кишки. Секрет желез содержит: слизь — *муцин*, защищающий слизистую оболочку; ферменты, расщепляющие белок; фермент *энтерокиназу*, превращающий неактивный трипсиноген в трипсин.

Из двенадцатиперстной кишки, благодаря перистальтике, пища продвигается в тощую, а затем в подвздошную кишку. В тонкой кишке в результате сократительных действий циркулярного и продольного мышечных слоев пища перемешивается с пищеварительными ферментами и передвигается в сторону толстой кишки. Отмечается два вида движений тонкой кишки: маятникообразное и перистальтическое. При *маятникообразных* движениях мышечные слои на коротком участке то сокращаются, то расслабляются, пищевые массы в просвете кишки передвигаются то в одном, то в другом направлении. *Перистальтические* движения возникают в виде сократительных волн гладкой мускулатуры у начальных отделов тонкой кишки и проходят до конечных ее отделов.

Пищеварение происходит не только в просвете тонкой кишки *(полостное пищеварение)*, но и на поверхности микроворсинок кишечного эпителия *(пристеночное)*. Выделяемый кишечными железами *кишечный сок* (до 2,5 л в сутки) расщепляет полипептиды до аминокислот, сахара — до глюкозы и фруктозы. В кишечном соке содержится 22 пищеварительных фермента, в том числе *энтерокиназа*, *пептидаза*, *амилаза*, *фосфотаза*, *сахараза*. Жиры расщепляются в кишечнике до глицерина и жирных кислот. Жирные кислоты переводятся в растворимое состояние, а глицерин растворяется в воде. При отсутствии желчных кислот в кишечнике, например при закупорке желчевыводящих путей, жиры не перевариваются и выводятся с калом.

Толстая кишка. В нее попадают непереваренные остатки пищи, всасывается вода, пищевые массы уплотняются, образуется кал. Длина кишки 1,5—2,0 м, диаметр 4—8 см. Разделена на отделы: *слепая кишка* с червеобразным отростком (аппендикс — орган иммунной системы); *восходящая*, *поперечная* и *нисходящая ободочная кишка*, *сигмовидная кишка*; *прямая кишка* — располагается в малом тазу и заканчивается заднепроходным (анальным) отверстием.

Толстая кишка отличается от тонкой кишки:

- большим диаметром; наличием заполненных жиром выпячиваний брюшины — сальниковых отростков;
- выпячиванием стенок кишки — гаустр и трех продольных лент (образующих более толстый продольный мышечный слой);
- слизистая оболочка образует полулунные и продольные складки, содержит железы и лишена ворсинок; в зоне анального отверстия круговая мускулатура утолщена, образует сжиматель — сфинктер, закрывающий выход из прямой кишки.

Благодаря перистальтическим и антиперистальтическим движениям мускулатуры толстой кишки пищевые массы задерживаются в организме до двух суток. Железы толстой кишки вырабатывают много слизи и незначительное количество пищеварительных соков с небольшим содержанием ферментов. Бактерии толстой кишки разрушают и переваривают клетчатку (целлюлозу), синтезируют витамин К и витамины группы В. Пищевые остатки склеиваются слизью в толстой кишке, уплотняются. Растяжение каловыми массами стенок прямой кишки вызывает позыв к дефекации, которая происходит рефлекторно. Рефлекторный непроизвольный он находится под контролем высшего произвольного центра коры головного мозга. Центр дефекации находится в крестцовом отделе спинного мозга.

Пищеварительные железы

К железам пищеварительной системы относятся: *слюнные железы*, *железы желудка и кишечника*, *печень и поджелудочная железа*. За сутки у человека выделяется в пищеварительный тракт около 8,5 л пищеварительного сока (1,5 л — слюны, 2,5 л — желудочного сока, 1 л — поджелудочного сока, 2,5 л — кишечного сока, 1,2 л — желчи).

Соки пищеварительных желез представляют собой жидкую смесь веществ, состоящую из воды, ферментов и слизи. Пищеварительные ферменты ускоряют расщепление сложных молекул до мономеров, действуют строго специфично на определенные вещества.

Печень — самая крупная железа в организме человека, массой 1,5 кг (2—3 % от массы тела), расположена в брюшной полости под диафрагмой справа, лишь небольшая ее часть доходит до срединной линии. Верхняя поверхность печени *(диафрагмальная)* — выпуклая, гладкая. Нижняя поверхность *(висцеральная)* — неровная, имеет вдавливания от прилегания внутренних органов. В углублении нижней поверхности располагается *желчный пузырь* грушевидной формы, вмещающий 30—50 мл желчи. Снаружи печень покрыта тонкой капсулой. У печени выделяют две доли: большую — правую, меньшую — левую.

В центральной части нижней поверхности печени имеются ворота печени, через которые проходят желчный проток, нервы, лимфатические и кровеносные сосуды. Основная структурно-функциональная единица печени — *печеночная долька* (1—2,5 мм), количество долек около 500 тыс. Печеночные дольки и образующие их клетки — гепатоциты — обильно снабжаются кровью.

Печень получает кровь из двух источников: артериальную (из собственной печеночной артерии) и венозную (из воротной вены). В крови содержатся всосавшиеся в нее продукты переваривания пищи (аминокислоты, простые сахара, эмульгированные жиры), гормоны поджелудочной железы и продукты утилизации эритроцитов из селезенки. Эти вещества из крови поступают в печеночные клетки, где подвергаются обработке. Часть веществ возвращается в кровь, к другим органам и тканям в качестве энергетического материала. Другая часть веществ (например, гликоген) остается в печеночных клетках в виде резервного материала. Печеночные клетки выделяют в желчные капилляры желчь. Желчные капилляры, сливаясь, укрупняются и образуют желчные протоки, из которых в воротах печени формируется общий желчный проток, по которому желчь (от 0,5 до 1,2 л в сутки) поступает во время еды в двенадцатиперстную кишку, где участвует в пищеварении.

Функции печени: образование желчи; депо крови; место разрушения эритроцитов; *защитная* (обезвреживание микроорганизмов и ядовитых веществ); *запасающая* (синтез и накопление витамина А, гликогена, витамина Д, К); *регуляторная* (участие в обмене веществ); *синтетическая* (синтез веществ, препятствующих свертыванию крови).

Поджелудочная железа — вторая по величине (после печени) железа пищеварительного тракта; расположена позади желудка, за брюшиной, имеет продолговатую (гроздевидную) форму, длиной 12—15 см, массой 60—100 г, покрыта тонкой капсулой. Состоит из головки, тела, хвоста. Железа имеет дольчатое строение. Из долек выходят мелкие протоки, которые впадают в главный проток, идущий слева направо и впадающий

вместе с общим желчным протоком в двенадцатиперстную кишку. Поджелудочная железа смешанной секреции: внешней и внутренней. Состоит из клеток двух видов.

Внешнесекреторная функция выполняется дольками, клетки которых выделяют поджелудочный (панкреатический) сок, собирающийся в общий проток и впадающий в двенадцатиперстную кишку. Поджелудочный сок слабощелочной реакции содержит пищеварительные ферменты, расщепляющие все виды органических веществ.

Внутрисекреторная функция (см. раздел «Железы внутренней секреции») — участие в гуморальной регуляции. Панкреатические островки (Лангерганса) вырабатывают и выделяют в кровь гормоны инсулин и глюкагон, регулирующие уровень сахара в крови (углеводный обмен).

Регуляция функции поджелудочной железы: *нервная* регуляция осуществляется рефлекторно, волокнами блуждающего нерва, под действием безусловно-рефлекторных и условно-рефлекторных сигналов (вид, запах пищи и др.). Центр рефлекса сокоотделения находится в продолговатом мозге. *Гуморальная* регуляция — при участии гормонов, стимулирующих секрецию поджелудочного сока в ответ на раздражение слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки пищевой кашицей.

Регуляция пищеварения

Работу пищеварительной системы регулируют нервные и гуморальные механизмы. Особенности регуляции в каждом отделе пищеварительной системы связаны с продолжительностью пребывания в нем пищи. Нервная регуляция характерна для быстротекущих процессов (пример, секреция слюны). Эндокринная — для медленных, развивающихся в печени несколько минут или часов (например, желудочная секреция). Нервная регуляция более выражена в верхнем (начальном) отделе пищеварительной системы, а гуморальная — в средних отделах.

В регуляции пищеварительных функций участвуют спинной мозг, ствол головного мозга, лимбическая система. Они участвуют в координации функций пищеварительной системы и осуществляют регуляцию пищевого поведения. *Парасимпатическая иннервация* увеличивает двигательную и секреторную активность желудка и кишечника. *Симпатическая иннервация* подавляет активность гладких мышечных клеток, приводит к снижению секреторной деятельности пищеварительных желез.

В стенках органов пищеварительной системы имеются также *эндокринные клетки*, синтезирующие биологически активные вещества пептидной природы (гастроинтестинальные гормоны). Молекулы питательных веществ раздражают чувствительные нервные окончания и вызывают выделение гормонов.

Выделение

Выделение — это процесс удаления конечных продуктов метаболизма, которые уже не могут быть использованы организмом, а также чужеродных веществ (ядов), которые попали в организм извне.

Органы выделения:

- *кожа* — потовые и сальные железы: удаление воды (до 0,6 л в сутки), углекислого газа (до 1 %), солей, мочевины, мочевой кислоты, молочной кислоты;
- *конечный отдел пищеварительной системы*: удаление воды, лекарств, солей тяжелых металлов, желчных пигментов, холестерина;
- *легкие*: выведение углекислого газа (до 99 %), паров воды, эфира, алкоголя и других газообразных веществ;
- *мочевыделительная система*.

Мочевыделительная система удаляет из организма жидкие продукты обмена веществ. Это необходимо для поддержания постоянства состава и объема жидкостей внутренней среды организма. К мочевыделительной системе относят парные *почки*, вырабатывающие мочу, и *мочевыводящие пути* — мочевой пузырь (накопление мочи), мочеточник и мочеиспускательный канал (выведение мочи) (рис. 176).

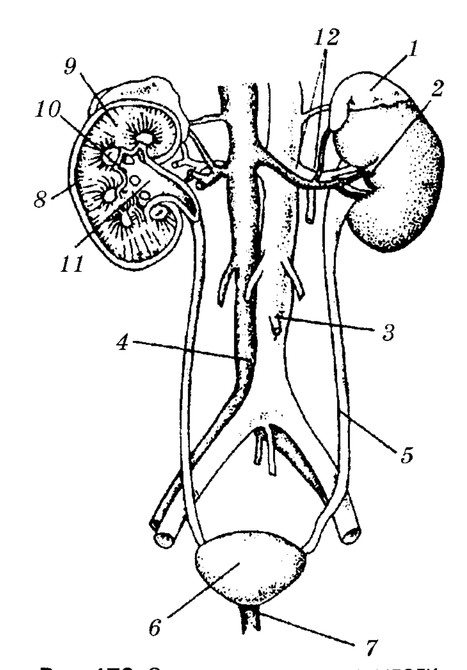


Рис. 176. Схема строения мочевыделительной системы: *1* — надпочечник; *2* — почка; *3* — аорта; *4* — нижняя полая вена; *5* — мочеточник; *6* — мочевой пузырь; *7* — мочеиспускательный канал; *8* — корковый слой; *9* — малые почечные чашки; *10* — большая почечная чашка; *11* — почечная лоханка; *12* — почечная артерия

Однако основная роль в выделительных процессах принадлежит специализированным органам выделения — почкам. Через почки удаляется до 75 % выводимых из организма продуктов обмена веществ.

Функции почек: участие в регуляции объема крови и других жидкостей внутренней среды, осмотического давления крови и других жидкостей тела, ионного состава жидкостей внутренней среды и ионного баланса организма, кислотно-щелочного равновесия; экскреции конечных продуктов азотистого обмена и чужеродных веществ.

Значение почек: биологический фильтр; синтез биологически активных веществ (ферментов и других химических веществ) приводит к повышению кровяного давления, стимуляции процесса кроветворения;

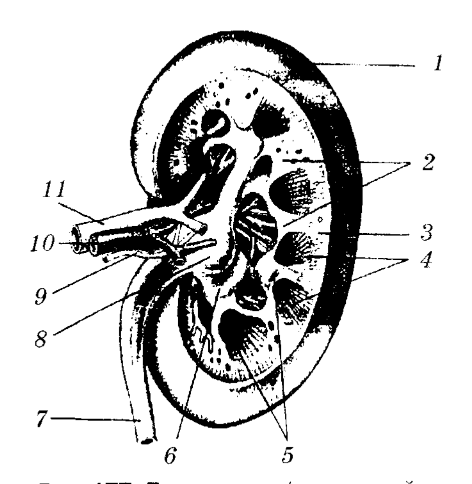


Рис. 177. Правая почка (продольный разрез): *1* — капсула почки; *2* — почечные столбы; *3* — корковое вещество; *4* — мозговое вещество; *5* — малые почечные чашки (вскрыты); *6* — большая почечная чашка; *7* — мочеточник; *8* — почечная лоханка; *9* — нерв; *10* — почечная артерия; *11* — почечная вена

поддержание кислотно-щелочного баланса; поддержание водно-солевого обмена (удаление избытка воды и минеральных солей).

Почки — парный орган массой 120—200 г, длиной 10—12 см, бобовидной формы, темно-красного цвета, плотной консистенции. Почки расположены на задней стенке брюшной полости по бокам от позвоночника на уровне XII грудного и I—II поясничного позвонка. Правая почка лежит ниже левой на 1—1,5 см. Различают два края почки: наружный — выпуклый и внутренний — вогнутый. В вогнутый край почки через ворота входят почечная артерия и нервы, выходят вена, лимфатические сосуды и мочеточник. Почка покрыта плотной фиброзной капсулой. В области ворот и по задней поверхности находится слой рыхлой жировой ткани, составляющей *жировую капсулу* почки. Верхний конец почки соприкасается с надпочечной железой.

На продольном разрезе почки (рис. 177) различают наружное более темное *корковое* вещество (0,4—0,7 см) и внутреннее более светлое *мозговое вещество* (2—2,5 см). Мозговое вещество состоит из *почечных пирамидок* (их 10—15) конической формы, разделенных прослойками коркового вещества. Верхушки пирамидок носят название почечных сосочков, которые обращены в сторону почечной лоханки и вдаются в *малые почечные чашки*. На вершине каждого сосочка имеются маленькие отверстия, через которые моча выделяется в начальные части мочевых путей — малые почечные чашки. Сливаясь друг с другом, они образуют *большие почечные чашки* (2—3). Соединяясь, эти чашки формируют *почечную лоханку*, которая охватывает ворота позади почечных сосудов и, загибаясь вниз, переходит в *мочеточник*.

Структурной и функциональной единицей почки является *нефрон*, так как в нем осуществляется вся совокупность процессов образования мочи (количество около 1 млн). Нефрон состоит из нескольких отделов, различных по строению и физиологическим функциям. Это *почечное тельце* (мальпигиево тельце), состоящее из двуслойной капсулы Боумена—Шумлянского и клубочка кровеносных капилляров; *проксимальный извитой каналец* (каналец первого порядка); *петля Генле* и *дистальный извитой каналец* (каналец второго порядка).

Почечные тельца расположены в корковом веществе почки. В капсуле клубочка образуется первичная моча. Каналец нефрона в виде петли уходит в мозговое вещество почки. Длина канальцев нефрона различна — от 18 до 55 мм, а суммарная длина всех канальцев почки очень велика — около 100 км. Конечная часть нефрона впадает в прямую почечную собирательную трубочку. *Собирательные трубочки* проходят в почечных пирамидах из коркового вещества до вершины почечных сосочков и через сосочковое отверстие открываются в малые почечные чашки, далее в большие чашки, из них — в лоханку и мочеточник. Извитые канальцы на всем протяжении выстланы изнутри однослойным кубическим эпителием, собирательные трубки — однослойным призматическим эпителием.

Особенности кровоснабжения нефрона

В капиллярах клубочков кровь течет под более высоким давлением, чем в других органах (60—70 мм рт. ст.). Это обусловлено тем, что почечная артерия отходит непосредственно от брюшной аорты и путь ее до почки короткий. Также этому способствует разница диаметров приносящей и выносящей артериол. Выносящая артериола клубочка, разветвляясь, образует густую сеть капилляров, оплетающих извитые канальцы. В этой сети происходит газообмен, и артериальная кровь превращается в венозную, которая по мелким венам, постепенно сливаясь, образует почечную вену, впадающую в нижнюю полую вену. Около 80 % всех нефронов (корковые) расположены в корковом веществе. Оставшиеся нефроны (юкстамедуллярные) располагаются на границе коркового и мозгового вещества, их система канальцев полностью погружена в мозговое вещество почки. Они играют важную роль в поддержании артериального давления.

Механизм образования мочи

Человек потребляет в среднем 2,5 л воды в сутки. И в организме в процессе распада органических веществ образуется около 400 мл воды. Почки способны изменить объем и состав конечной мочи в соответствии с нуждами организма.

Процесс образования мочи включает две фазы:

I. *Образование первичной мочи* в почечных тельцах (фильтрование в клубочках). Фильтрация плазмы из капилляров сосудистого клубочка в полость капсулы Боумена—Шумлянского происходит за счет разницы возникающего здесь кровяного давления. В сутки через почки проходит 1500—1800 л крови, которая соприкасается с внутренней поверхностью капилляров. Из 10 л протекающей через почки крови отфильтровывается 1 л первичной мочи. Количество первичной мочи за сутки составляет 150—180 л. По своему составу она близка к плазме крови и содержит все компоненты крови, кроме высокомолекулярных белков и форменных элементов, а также продукты обмена — мочевину (0,03 %), мочевую кислоту (0,004 %) и другие вещества.

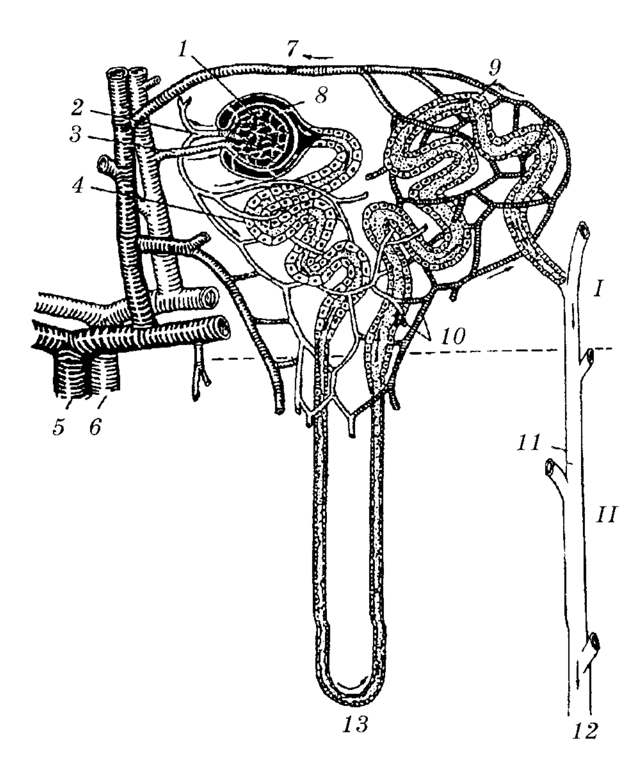


Рис. 178. Нефрон и его кровоснабжение: I — корковый слой; II — мозговой слой. *1* — сосудистый клубочек; *2* — выносящая артериола; *3* — приносящая артериола; *4* — проксимальный извитой каналец; *5* — вена; *6* — артерия; *7* — венула; *8* — капсула нефрона; *9* — дистальный извитой каналец; *10* — сеть капилляров; *11, 12* — собирательная трубка; *13* — петля нефрона

II. *Образование вторичной мочи* происходит в канальцах нефрона (рис. 178) за счет обратного всасывания (реабсорбции) из первичной мочи в кровь аминокислот, глюкозы, витаминов, воды и солей. Так, в извитых канальцах первого порядка всасывается 40—45 % воды, в петле Генле 25—28 %, в извитых канальцах второго порядка — 10 % и в собирательных трубках — 20 %. Около одного процента воды остается нереабсорбированной и поступает в почечные лоханки. При этом невсосавшиеся вещества концентрируются: мочевина (2,0 %), мочевая кислота (0,05 %), аммиак, креатинин, сульфаты, фосфаты и др.

Следовательно, вторичная моча резко отличается от первичной по составу и выводится в количестве 1,5—2,0 л в сутки.

В канальцах нефрона происходит канальцевая секреция (выделение) в мочу веществ, которые не могут пройти через почечный фильтр, — калий, краски, лекарственные препараты (антибиотики) и другие вещества.

Процессы образования мочи требуют больших энергетических затрат: около 10 % всей энергии организма.

Общие свойства мочи: относительная плотность составляет 1,008—1,026; pH — 4,5—8,0; цвет мочи слабо-желтый (за счет присутствия пигментов уробилина и урохрома), прозрачный или слегка мутный; белок 0—0,02 %; сахар, ацетон, желчные пигменты — отсутствуют.

Мочеточник — парный орган, представляет собой трубку длиной 30—35 см, диаметром до 8 мм, соединяющую почечную лоханку с мочевым пузырем. Стенка мочеточника состоит из трех оболочек. Слизистая оболочка выстлана переходным эпителием и имеет глубокие продольные складки. Сокращение мышечной оболочки обеспечивает проведение мочи.

Мочевой пузырь — непарный полый орган, выполняющий функцию резервуара для мочи. Форма его зависит от степени наполнения его мочой. Емкость мочевого пузыря у взрослого человека до 500 мл. Слизистая оболочка выстлана переходным эпителием с многочисленными складками. Мышечная оболочка состоит из трех слоев. В начале мочеиспускательного канала имеется утолщение — сжиматель мочевого пузыря, являющийся мышечным сфинктером.

Мочеиспускательный канал — эластическая трубка длиной у мужчин 20—22 см, у женщин 3—5 см. У мужчин выполняет двойную функцию: для выведения мочи и спермы (половых клеток) из семявыносящих протоков — и открывается на головке полового члена. Наружное отверстие у женщин открывается в преддверии влагалища. В слизистой оболочке канала имеется большое количество мелких слизистых желез.

Регуляция мочеиспускания происходит рефлекторно. Непроизвольный центр мочеиспускания находится во II—V поясничном сегменте спинного мозга. Произвольная задержка мочеиспускания развивается у ребенка к двум годам. Высшие корковые центры, регулирующие мочеиспускание, находятся в лобных долях больших полушарий конечного мозга. *Симпатическая система* вызывает расслабление стенок мочевого пузыря и обуславливает его наполнение. *Парасимпатическая система* действует противоположно, создает условия для его опорожнения. В организме здорового человека мочеиспускание произвольное, то есть контролируется корой больших полушарий. Это позволяет произвольно задерживать и вызывать мочеиспускание.

Регуляция деятельности почек осуществляется нервно-рефлекторным и гуморальными механизмами.

Симпатическое влияние нервной системы приводит к сужению почечных сосудов и усилению реабсорбции. *Парасимпатическое* влияние, напротив, усиливает кровоток в почках и приводит к уменьшению реабсорбции. *Симпатическая нервная система* стимулирует реабсорбцию натрия, а парасимпатическая — реабсорбцию глюкозы.

Ренин — ангиотензиновая система: в клетках почек образуются физиологические активные вещества, регулирующие работу почек и других

органов. Под влиянием ренина образуется гормон ангиотензин, который сужает сосуды, повышая давление крови во внутренних органах, а также усиливает реабсорбцию натрия из первичной мочи в кровь.

Гормон *эритропоэтин* стимулирует процесс образования эритроцитов в красном костном мозге.

Гормон задней доли гипофиза — *вазопрессин (антидиуретический гормон — АДГ)* — усиливает обратное всасывание воды в извитых канальцах, уменьшая объем вторичной мочи, и, следовательно, препятствует потере воды. При нарушении деятельности гипофиза выделение АДГ может прекращаться, вода перестает реабсорбироваться, и диурез возрастает (до 20—25 л в сутки). Это заболевание называется несахарным мочеизнурением.

Гормон щитовидной железы *тироксин* усиливает диурез, ослабляя реабсорбцию воды в канальцах. Гормон коры надпочечников *альдостерон* увеличивает реабсорбцию натрия и удаление калия из организма; *адреналин* в больших дозах вызывает сужение приносящих сосудов-клубочков и тем самым снижает диурез.

Размножение

Все живые организмы обладают способностью к самовоспроизведению или размножению. Существуют половая и бесполая формы размножения. Бесполое размножение характеризуется отсутствием полового процесса и осуществляется без участия половых клеток. Половое размножение свойственно всем живым организмам, у которых образуются половые клетки (гаметы) — яйцеклетки (в женских половых железах) и сперматозоиды (в мужских половых железах).

Новый организм развивается из зиготы, образующейся в результате оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом.

Мужская половая система

Включает в себя внутренние и наружные половые органы (рис. 179).

Внутренние половые органы:

1. *Половые железы (семенники или яички)* — парные, покрытые плотной соединительнотканной оболочкой, в которой находятся извитые семенные канальцы. Стенки канальцев выстланы сперматогенным эпителием, из которого образуются сперматозоиды, и клетками Сертоли, которые способствуют созреванию сперматозоидов. Между семенными канальцами находятся клетки Лейдиха, вырабатывающие андрогены, являющиеся стероидами — производными холестерина. 90 % андрогенов составляет гормон тестостерон. *Тестостерон* регулирует белковый обмен, стимулирует рост и развитие полового аппарата, мужские вторичные половые признаки. Процесс образования сперматозоидов называется *сперматогенезом* (см. раздел «Общая биология»).
2. *Семявыносящий проток* — хранилище сперматозоидов и место, где половые клетки становятся способными к оплодотворению.
3. *Предстательная железа* — вырабатывает жидкий секрет.
4. *Бульбоуретральная (Куперова) железа* — выделяет вязкий секрет, предохраняющий слизистую оболочку мочеиспускательного канала от раздражающего действия мочи.
5. *Семенные пузырьки* — выделяют секрет в семявыносящий проток, обеспечивают питание и активизацию сперматозоидов.

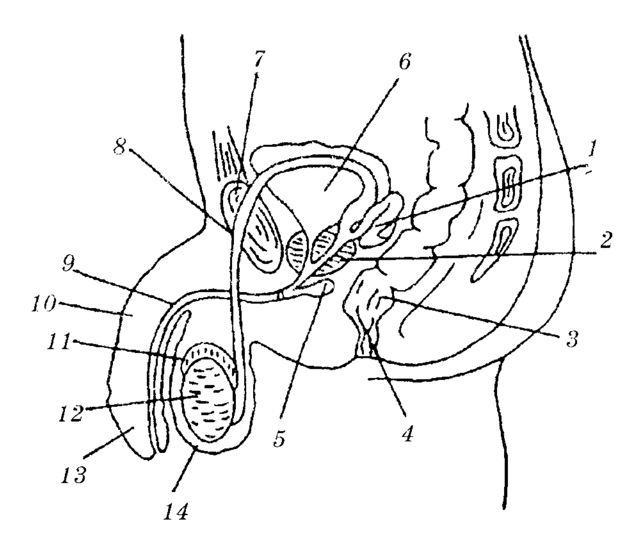


Рис. 179. Схема строения мужской половой системы: *1* — семенной пузырек; *2* — предстательная железа; *3* — прямая кишка; *4* — анальное отверстие; *5* — Куперова железа; *6* — мочевой пузырь; *7* — лобковая кость; *8* — семявыводящий проток; *9* — мочеиспускательный канал; *10* — пенис; *11* — придаток семенника; *12* — семенник; *13* — головка пениса; *14* — мошонка

Наружные мужские половые органы:

Половой член (пенис) — служит для выведения мочи и совокупления.

Мошонка — содержит внутри яички с их придатками, поддерживает температуру ниже температуры тела.

Мочеиспускательный канал (уретра) — служит для выведения мочи и спермы.

Женская половая система

Включает в себя внутренние, находящиеся в полости малого таза, и наружные половые органы, располагающиеся на поверхности тела (рис. 180).

Внутренние органы:

1. *Яичники* — парные половые железы, покрытые соединительнотканной оболочкой, образованные из наружного коркового и внутреннего мозгового вещества. В корковом веществе расположены первичные фолликулы, окруженные однослойным фолликулярным эпителием. Здесь образуются половые клетки и вырабатываются половые гормоны. Мозговое вещество образовано соединительной тканью, в которой проходят сосуды и нервы. Процесс развития яйцеклеток (овогенез) начинается во внутриутробном периоде. Этот процесс сходен со сперматогенезом, однако есть различия, связанные со специализацией гамет (см. раздел «Общая биология»). К моменту полового созревания в яичнике находятся 400—500 первичных фолликулов, которые преобразуются в зрелые фолликулы (граафовы пузырьки). Рост фолликулов происходит циклически каждые 28 дней под влиянием фолликулостимулирующего гормона (ФСГ), вырабатываемого гипофизом. Фолликулярные клетки начинают вырабатывать жидкость фолликула, содержащую женские половые гормоны — *эстрогены*. Яйцеклетка, окруженная слоем фолликулярных клеток, оттесняется к одному из полюсов фолликула, образуя вторичный фолликул, затем третичный, который после созревания разрывается, овоцит выходит в брюшную полость и попадает в маточную трубу. Процесс выхода овоцита носит название *овуляция*. Она происходит регулярно каждый месяц под действием лютеинезирующего гормона (ЛГ), вырабатываемого гипофизом. На месте лопнувшего фолликула из его фолликулярных клеток образуется *желтое тело*, которое служит временной железой внутренней секреции. Гормон желтого тела *прогестерон* задерживает следующую овуляцию. Слизистая оболочка матки утолщается и подготавливается для имплантации оплодотворенной яйцеклетки. Если оплодотворение яйцеклетки не происходит, через 12—14 дней гормонообразовательная функция желтого тела прекращается и на его месте остается соединительнотканный рубец. При этом слизистая оболочка матки отторгается, наступает кровотечение, которое принято называть менструальным. Период от первого дня предыдущей менструации до первого дня следующей принято называть *менструальным циклом* (продолжительность от 21 до 30 дней). В случае оплодотворения желтое тело сохраняется в течение шести месяцев беременности, а затем подвергается обратному развитию. Начинается менструация у девочек в период полового созревания (11—16 лет) и продолжается до 45—50 лет, после этого у женщин наступает климактерический период (климакс).

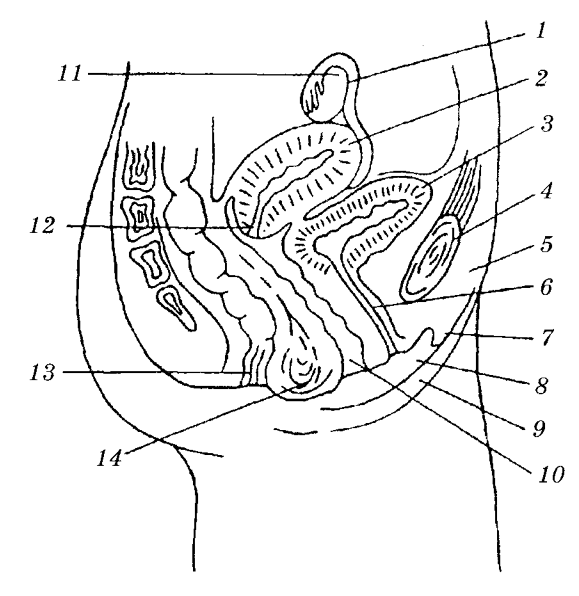


Рис. 180. Схема строения женской половой системы: *1* — яйцевод; *2* — матка; *3* — мочевой пузырь; *4* — лобковая кость; *5* — лобок; *6* — мочеиспускательный канал; *7* — клитор; *8* — малая половая губа; *9* — большая половая губа; *10* — влагалище; *11* — яичник; *12* — шейка матки; *13* — прямая кишка; *14* — мышцы промежности

2. *Маточные трубы* (яйцеводы) — парные протоки, по которым перемещается яйцеклетка. Открываются одним концом в брюшную полость, а другим — в матку.
3. *Матка* — гладкомышечный, полый орган, расположенный в малом тазу между мочевым пузырем спереди и прямой кишкой сзади. Служит для вынашивания плода. Стенка матки состоит из трех слоев: внутренний — эндометрий, средний — миометрий, наружный — периметрий. Поверхностный слой эндометрия изменяется в зависимости от фаз менструального цикла.
4. *Влагалище* — эластическая трубка, соединяющая наружные половые органы с маткой. Служит для введения спермы, удаления менструальных выделений и является родовым каналом.

Наружные женские половые органы:

Большие половые губы — ограничивают половую щель.

Малые половые губы — образуют крайнюю плоть и уздечку клитора.

Клитор — состоит из пещеристых тел.

Преддверие влагалища — содержит мелкие железы, богато иннервировано.

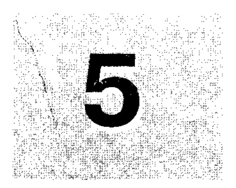
Половое созревание — это период, когда организм становится способным к половому размножению. Происходит за счет увеличения выделения гормонов гипофиза.

Эмбриональный период развития человека

В маточной трубе происходит процесс слияния яйцеклетки и сперматозоида — оплодотворение, в результате образуется одноклеточный зародыш — зигота. Первые три-четыре дня после оплодотворения зигота по мере продвижения к полости матки делится путем дробления, и образуется *бластула*. *Зародыш*, имеющий вид пузырька, на шестой-седьмой день беременности внедряется (имплантируется) в слизистую оболочку матки. С девятой недели зародыш принимает вид человека и называется *плодом*. В течение всего плодного периода (от начала третьего месяца и до рождения) происходит рост, развитие и дифференцировка органов и частей тела. Связь развивающегося зародыша (плода) с организмом матери осуществляется за счет *плаценты*, которая выполняет защитную и трофическую функции. Плацента также является эндокринным органом, так как вырабатывает гормоны (прогестерон), заменяя функцию желтого тела. Плацента обеспечивает гуморальную и нервную связь между матерью и плодом. Связь плаценты с организмом зародыша происходит с помощью *пупочного канатика*, в котором проходят две пупочные артерии (венозная кровь) и одна пупочная вена (артериальная кровь). У женщин беременность продолжается в среднем 280 суток (40 недель) и заканчивается рождением ребенка.

Критические периоды внутриутробного развития: оплодотворение; имплантация — внедрение зародыша в стенку матки (7—8-е сутки эмбриогенеза); развитие осевых органов и формирование плаценты (3—8-я неделя развития); время усиленного роста и развитие головного мозга (15—20-я неделя беременности); рождение ребенка.

Внутриутробное развитие человека делят на *начальный* период (1—2-я недели развития), *зародышевый период* (2—8-я недели) и *плодный период*, завершающийся рождением ребенка.



ТЕСТЫ



ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Выберите один правильный ответ.

А. Цитология

А 1. *Триплет нуклеотидов — АУГ:*

1) кодирует несколько аминокислот; 2) кодирует одну аминокислоту; 3) предотвращает соединение и-РНК с рибосомой; 4) прекращает считывание наследственной информации.

А 2. *Пептидная связь в молекуле пептида образуется между:*

1) амино- и карбоксильной группами; 2) карбоксильной группой и радикалом; 3) радикалом и s-s-группами; 4) s-s- и аминогруппами.

А 3. *Неправильное суждение:*

1) гуанин — пуриновое основание; 2) цитозин — пиримидиновое основание; 3) каротиноиды — жироподобные вещества; 4) аденин и урацил — пиримидиновые основания.

А 4. *Глюкогон относят к:*

1) дисахаридам; 2) полипептидам; 3) полисахаридам; 4) сложным белкам.

А 5. *В состав нуклеотида входят:*

1) аденозин и фосфатная группа; 2) фосфатная группа и аминокислота; 3) аминокислота и азотистое основание; 4) азотистое основание и нуклеопротеид.

А 6. *Нуклеотиды в клетках организма выполняют функции:*

1) структурную и рецепторную; 2) рецепторную и транспортную; 3) транспортную и энергетическую; 4) энергетическую и запасающую.

А 7. *Галактоза широко распространена в природе и является:*

1) липидом; 2) пептидом; 3) нуклеотидом; 4) моносахаридом.

А 8. *Комплементарность — это принцип дополнения между нуклеотидами — гуаниловым и:*

1) тимидиловым; 2) адениловым; 3) цитидиловым; 4) уридиловым.

А 9. *Эухроматин — это:*

1) субстрат для синтеза белков; 2) активная часть молекулы ДНК; 3) субстрат для синтеза углеводов; 4) неактивная часть молекулы ДНК.

А 10. *Третичную структуру ДНК составляет:*

1) сахарофосфатный остов; 2) остов, образованный сахарами; 3) двойная спираль из полинуклеотидов; 4) комплекс двойной спирали ДНК с белками.

В. Генетика

В 1. *Характеристикой кариотипа является:*

1) совокупность генов в организме; 2) совокупность эухроматина в яйцеклетке; 3) морфологические признаки организма; 4) совокупность хромосом в нервной клетке.

В 2. *Эпителиальная клетка человека содержит ... аллеля (аллель) одного гена:*

1) два; 2) три; 3) один; 4) четыре.

В 3. *Участок т-РНК, кодирующий аминокислоту, называют:*

1) геном; 2) локусом; 3) кодоном; 4) антикодоном.

В 4. *Геном составляет набор:*

1) кодов и-РНК; 2) нуклеотидов т-РНК; 3) генов бактериальной клетки; 4) генов эпителиальной клетки кишечника.

В 5. *Аллельные гены расположены в одинаковых локусах:*

1) группы сцепления; 2) двух групп сцепления; 3) гомологичных, половых хромосом; 4) негомологичных аутосом.

В 6. *Близнецовым методом в медицинской генетике определяют:*

1) геном и кариотип; 2) кариотип и модификации; 3) модификации и тип наследования признаков; 4) тип наследования признаков и тип мутаций.

В 7. *Цитогенетическим методом в медицинской генетике определяют:*

1) рецессивные или доминантные мутации; 2) тип наследования признаков; 3) количество хромосом в интерфазном ядре клетки; 4) количество хромосом в клетке в процессе митоза.

В 8. *У человека ген кареглазости (К) доминирует над геном голубоглазости (к), а ген шестипалости (шесть пальцев) (М) над геном пятипалости (м). В семье родился голубоглазый, пятипалый ребенок с первой группой крови. Такой же фенотип у матери этого ребенка. Отец ребенка — кареглазый, шестипалый, с третьей группой крови. Генотип отца этого ребенка:*

1) КК мм J^AJ^0; 2) Кк Мм J^BJ^0; 3) Кк ММ J^0J^0; 4) КК Мм J^0J^0; 5) кк мм J^AJ^A.

В 9. *У человека шестипалость определяется аутосомным доминантным геном (К), гемофилия (h) — сцепленный с полом рецессивный признак. В семье родился пятипалый мальчик с четвертой группой крови, больной гемофилией. Его родители не больны гемофилией. Генотипы мальчика — а) и отца — б):*

1) а) кк $J^AJ^BX^hy$ и б) кк $J^BJ^0X^hy$; 2) а) кк$J^AJ^BX^hy$ и б) кк$J^BJ^BX^hy$; 3) а) Кк $J^AJ^BX^hy$ и б) кк $J^AJ^BX^Hy$; 4) а) кк$J^AJ^AX^Hy$ и б) Кк $J^0J^0X^Hy$; 5) а) кк $J^AJ^BX^hy$ и б) кк $J^BJ^BX^Hy$.

В 10. *У кур ген гороховидного гребня (Р) доминирует над геном простого гребня (р'), а по генам черной (В) и белой (в) окраски наблюдается неполное доминирование. Гетерозиготные особи имеют голубую окраску. Скрестили черных и белых кур с гороховидными гребнями. В потомстве получили голубых кур с гороховидными гребнями и голубых кур с простыми гребнями в отношении 3 : 1. Генотип родительских особей:*

1) ВВРР и вврр; 2) ВвРр и вврр; 3) ВВРр и ввРр; 4) ВВрр и ввРР; 5) Вврр и Вврр.

В 11. *У дрозофилы ген длинных крыльев (V) доминирует над геном (v) укороченных крыльев и наследуется аутосомно, а ген красных глаз (А) доминирует над геном пурпурных глаз (а) и наследуется сцепленно с Х-хромосомой. Скрестили между собой длиннокрылых самок с красными глазами и короткокрылых самцов с пурпурными глазами. В потомстве получили длиннокрылых самок и самцов с красными глазами в отношении 1 : 1. Генотип родительских особей:*

1) VVX^AX^A и VvX^Ay; 2) VvX^AX^A и VvX^Ay; 3) VvX^AX^a и vvX^ay; 4) vvX^AX^a и vvX^ay; 5) VVX^AX^A и vvX^ay.

Г. Эволюционное учение

Г 1. *По предложению ученых самым трудным этапом химической эволюции живых систем считается возникновение:*

1) молекулы АТФ; 2) молекул липидов; 3) коацерватных капель; 4) мембранных структур.

Г 2. *Ж. Б. Ламарк объяснил причины изменчивости организмов:*

1) борьбой за существование и стремлением организмов к совершенствованию; 2) стремлением организмов к совершенствованию и наследственностью; 3) наследственностью и естественным отбором; 4) естественным отбором и борьбой за существование.

Г 3. *Для классификации растений К. Линней использовал особенности строения:*

1) корней и плодов; 2) плодов и побегов; 3) побегов и пестиков; 4) пестиков и тычинок.

Г 4. *Основная причина процесса дивергенции:*

1) уменьшение численности вида; 2) сужение ареала распространения вида; 3) широкое расселение особей вида в ареале; 4) возникновение одинаковых приспособлений у особей вида.

Г 5. *Для классификации животных К. Линней использовал особенности строения:*

1) клюва у птиц и зубов у млекопитающих; 2) зубов и конечностей у млекопитающих; 3) конечностей у млекопитающих и крыльев у птиц; 4) крыльев у птиц и кишечника у млекопитающих.

Г 6. *В развитие первых эволюционных идей существенный вклад внесли достижения:*

1) генетики; 2) цитологии; 3) гистологии; 4) палеонтологии.

Г 7. *Эволюционирующей единицей Ж. Б. Ламарк считал:*

1) вид; 2) особь; 3) градацию; 4) семейство.

Г 8. *Виды естественного отбора:*

1) определенный и прямой; 2) прямой и движущий; 3) движущий и стабилизирующий; 4) стабилизирующий и непрямой.

Г 9. *Главные причины борьбы за существование, по Ч. Дарвину:*

1) медленное размножение организмов и генотипическая изменчивость; 2) генотипический и фенотипический виды изменчивости; 3) фенотипическая изменчивость и быстрое размножение организмов; 4) быстрое размножение организмов и изменение условий среды.

Г 10. *Результатами эволюции, по Ч. Дарвину, являются:*

1) дивергенция признаков и естественный отбор; 2) естественный отбор и многообразие видов; 3) многообразие видов и приспособленность организмов к среде обитания; 4) приспособленность организмов к среде обитания и наследственная изменчивость.

Г 11. *Английские бабочки «меланисты» — это пример:*

1) стабилизирующей формы отбора; 2) дизруптивной формы отбора; 3) неопределенной изменчивости; 4) комбинативной изменчивости.

Д. Антропогенез

Д 1. *По предположению ученых австралопитеки:*

1) обитали более 5 млн лет назад и жили стадами; 2) жили стадами и ходили на четырех ногах; 3) ходили на четырех ногах и имели массу тела до 70 кг; 4) имели массу тела до 70 кг и рост до 150 см.

Д 2. *Социальный фактор антропогенеза:*

1) естественный отбор; 2) трудовая деятельность; 3) борьба за существование; 4) ненаследственная изменчивость.

Д 3. *Морфологическое сходство приматов с человеком:*

1) плоские ногти; 2) монокулярное зрение; 3) две слуховые косточки; 4) первичная полость тела.

Д 4. *Принципиальное отличие рас в человеческом обществе:*

1) способность к труду; 2) объем головного мозга; 3) способность к обучению; 4) фенотипические и наследственные признаки.

Д 5. *Биологический фактор антропогенеза:*

1) развитие речи; 2) естественный отбор; 3) искусственный отбор; 4) трудовая деятельность.

Д 6. *Атавизмы — это:*

1) признаки, свойственные далеким предкам; 2) органы, утратившие свое значение; 3) процессы усиления функций одного органа; 4) процессы усиления функций систем органов.

Д 7. *Для австралопитеков было характерно:*

1) развитие речи; 2) стадный образ жизни; 3) объем мозга 1100 $см^3$; 4) использование сложных орудий труда.

Д 8. *В эмбриональном периоде человека характерные для хордовых признаки — это наличие:*

1) легочных мешков и позвоночного столба; 2) позвоночного столба и сердца на спинной стороне; 3) сердца на спинной стороне и хорды; 4) хорды и жаберных щелей.

Д 9. *В эволюции решающим шагом на пути от обезьяны к человеку явилось:*

1) прямохождение; 2) внутриутробное развитие; 3) питание животной пищей; 4) кормление детенышей молоком.

Ж. Экология

Ж 1. *Группа редуцентов:*

1) хемотрофы; 2) фототрофы; 3) зеленые растения; 4) бактерии сапрофиты.

Ж 2. *В экологии применяются методы исследования:*

1) гибридологический и цитогенетический; 2) цитогенетический и экспериментальный; 3) экспериментальный и математическое моделирование; 4) математическое моделирование и гибридологический.

Ж 3. *Биоценоз — это совокупность:*

1) неорганической среды и растительных организмов; 2) растительных и животных организмов; 3) животных организмов и неорганической среды; 4) неорганической среды и микроорганизмов.

Ж 4. *К продуцентам относят:*

1) зеленые растения; 2) бактерии сапрофиты; 3) паразитических червей; 4) паразитические бактерии.

Ж 5. *Экосистемой называют совокупность:*

1) животных организмов; 2) растительных организмов; 3) биотопа с населяющими его видами; 4) растительных и животных организмов.

Ж 6. *Консументы — это организмы-потребители:*

1) оксида углерода; 2) диоксида углерода; 3) органических веществ; 4) энергии света в виде фотонов.

Ж 7. *Наибольшее количество биомассы образуется в:*

1) океане и тундре; 2) тундре и лесостепи; 3) лесостепи и тропиках; 4) тропиках и умеренной зоне.

Ж 8. *По типу ассимиляции живые организмы объединены в группы:*

1) гетеротрофы и фотосинтетики; 2) фотосинтетики и аэробы; 3) аэробы и анаэробы; 4) анаэробы и гетеротрофы.

Ж 9. *Биомасса автотрофных организмов на земле образуется в результате использования ими:*

1) кислорода; 2) солнечной энергии; 3) атмосферного азота; 4) органических веществ.

Ж 10. *Продуценты — это организмы-потребители:*

1) кислорода; 2) энергии света; 3) оксида углерода; 4) органических веществ.

БОТАНИКА

1. *Коллатеральный сосудисто-волокнистый пучок характеризуется тем, что:*

1) между лучами древесины расположен луб; 2) в его центре есть луб, окруженный древесиной; 3) древесина и луб соприкасаются по одной стороне; 4) в его центре есть древесина, окруженная лубом.

2. *Чечевички стебля растений являются участками:*

1) коры; 2) корки; 3) эпидермы; 4) эндодермы.

3. *За счет вставочной образовательной ткани у цветковых растений:*

1) удлиняются стебли и разрастаются листья; 2) разрастаются листья и удлиняются корни; 3) удлиняются корни и растут в толщину стебли; 4) растут в толщину только стебли.

4. *Центральный осевой цилиндр в многолетнем древесном стебле липы образован:*

1) лубом и древесиной; 2) древесиной и сердцевиной; 3) сердцевиной и лубом; 4) лубом и вторичной корой.

5. *Клубнелуковица — это видоизмененный:*

1) лист; 2) побег; 3) корень; 4) столон.

6. *Вьющийся стебель у:*

1) хвоща; 2) хмеля; 3) плауна; 4) винограда.

7. *Годичные кольца — это кольцевые слои на поперечном срезе:*

1) стебля — в лубе; 2) стебля — в древесине; 3) корня — в первичной коре; 4) корня — во вторичной коре.

8. *Вторичная кора трехлетней ветки липы образована:*

1) древесиной и лубом; 2) лубом и паренхимой коры; 3) паренхимой коры и камбием; 4) камбием и древесиной.

9. *Вторичная древесина развивается в:*

1) стебле однодольного растения; 2) корнях и листьях однодольного растения; 3) стебле древесного двудольного растения; 4) корнях травянистого однодольного растения.

10. *Столоны картофеля — это видоизмененные:*

1) побеги; 2) корнеклубни; 3) корневища; 4) корнеплоды.

11. *В сельском хозяйстве используется черенкование при размножении:*

1) кактусов; 2) винограда; 3) тюльпанов; 4) земляники.

12. *На верхушке корневища пырея можно обнаружить:*

1) корневой чехлик; 2) придаточные корни; 3) верхушечную почку; 4) вторичную меристему.

13. *Первичные клетки пыльника покрытосеменных растений делятся мейозом с образованием:*

1) спермиев; 2) микроспор; 3) яйцеклетки; 4) антеридиев.

14. *Свободнолепестный венчик имеет цветок:*

1) вики; 2) розы; 3) помидора; 4) картофеля.

15. *Первичная клетка семязачатка покрытосеменных растений делится мейозом с образованием:*

1) спор; 2) спермиев; 3) яйцеклеток; 4) антеридиев.

16. *Соцветие сложный зонтик имеет:*

1) рожь; 2) рябина; 3) морковь; 4) черемуха.

17. *В результате мейотического деления первичных клеток пыльника гороха посевного образуются четыре:*

1) гаметы; 2) мегаспоры; 3) микроспоры; 4) вегетативные клетки.

18. *Для процесса двойного оплодотворения покрытосеменных растений характерно образование:*

1) двух архегониев; 2) мегаспорофилла; 3) триплоидной клетки; 4) диплоидного эндосперма.

19. *На цветоложе цветка вишни располагаются:*

1) прицветник и прилистник; 2) прилистник и гинецей; 3) гинецей и андроцей; 4) андроцей и архегоний.

20. *Во время полного высыхания у лишайников:*

1) дыхание активизируется; 2) фотосинтез прекращается; 3) фотосинтез замедляется на 50 %; 4) обменные процессы не изменяются.

21. *У плауна побег ветвится:*

1) симподиально; 2) моноподиально; 3) дихотомически; 4) ложнодихотомически.

22. *Индикаторами чистоты воздуха являются:*

1) грибы; 2) хвощи; 3) водоросли; 4) лишайники.

23. *Гаметофит плауна булавовидного — растение:*

1) двудомное; 2) гетеротрофное; 3) образующее споры; 4) фотосинтезирующее.

24. *Взрослое растение кукушкина льна имеет:*

1) простые листья; 2) корни с присосками; 3) разветвленный стебель; 4) непарноперистые листья.

25. *В виде дезинфицирующих повязок при необходимости можно использовать:*

1) ламинарию; 2) олений мох; 3) мох сфагнум; 4) кукушкин мох.

26. *Гаметофит хвоща полевого — растение:*

1) однолетнее; 2) травянистое многолетнее; 3) не имеющее настоящих корней; 4) имеющее листья с расчлененной листовой пластинкой.

27. *Спорофит мха сфагнума:*

1) имеет древесину; 2) имеет ризоиды; 3) однодомное растение; 4) имеет корневую систему.

28. *В цикле развития папоротников:*

1) споры формируются митозом; 2) гаметы формируются мейозом; 3) зародыш развивается из зиготы; 4) спорофит развивается из споры.

29. *Шишки-стробилы образуются у:*

1) хвоща; 2) плауна; 3) папоротника; 4) лиственницы.

30. *В результате мейотического деления первичных клеток семязачатка в цветке яблони образуются:*

1) гаметы; 2) мегаспоры; 3) архегоний; 4) клетки эндосперма.

ЗООЛОГИЯ

1. *Медуза удаляет непереваренные остатки пищи через:*

1) анус; 2) порошицу; 3) анальную пору; 4) ротовое отверстие.

2. *У инфузории-туфельки процессы осморегуляции выполняют:*

1) выделительные вакуоли; 2) порошица и клеточная глотка; 3) клеточная глотка и трихоцисты; 4) трихоцисты.

3. *У молочной планарии, в отличие от гидры, есть:*

1) энтодерма и пламенные клетки; 2) пламенные клетки и органы зрения; 3) органы зрения и дыхательная система; 4) дыхательная система и выделительные протоки.

4. *Полный цикл развития печеночного сосальщика проходит в:*

1) печени человека и воде; 2) воде и печени водного моллюска; 3) печени водного моллюска и печени человека; 4) печени человека, водного моллюска и воде.

5. *Первичная полость тела:*

1) есть у плоских червей и имеет эпителиальную выстилку; 2) имеет эпителиальную выстилку и есть у круглых червей; 3) есть у круглых червей и не имеет эпителиальной выстилки; 4) не имеет эпителиальной выстилки и есть у кольчатых червей.

6. *В желудок кольчатого червя открываются протоки желез:*

1) зеленых; 2) слизистых; 3) коксальных; 4) известковых.

7. *Общими морфологическими признаками молочной планарии, печеночного сосальщика и свиного цепня являются:*

1) три слоя мышц и тегумент; 2) тегумент и гермафродитизм; 3) гермафродитизм и метанефридии; 4) метанефридии и стволовая нервная система.

8. *Легочное дыхание характерно для:*

1) речного рака; 2) белой планарии; 3) комнатной мухи; 4) большого прудовика.

9. *Особенность пищеварительной системы прудовика:*

1) отсутствие печени; 2) заканчивается слепо; 3) развитие терки в глотке; 4) развитие поджелудочной железы.

10. *Брюшко речного рака имеет конечности, выполняющие функции:*

1) захвата и плавания; 2) плавания и половых органов самцов; 3) половых органов самцов и перетирания пищи; 4) перетирания пищи и половых органов самок.

11. *Всасывающая поверхность кишечника паукообразных увеличена за счет выростов:*

1) стенки глотки; 2) задней кишки; 3) средней кишки; 4) печени.

12. *Общими признаками паука и бабочки являются:*

1) тегумент и смешанная полость тела; 2) смешанная полость тела и незамкнутая кровеносная система; 3) незамкнутая кровеносная система и зеленые железы; 4) зеленые железы и замкнутая кровеносная система.

13. *Сяжковая железа у речного рака — это парный:*

1) яичник самки; 2) семенник самца; 3) орган выделения; 4) орган химического чувства.

14. *Центральная нервная система ланцетника представлена:*

1) двумя отделами головного мозга и спинным мозгом; 2) спинным мозгом и тремя отделами головного мозга; 3) тремя отделами головного мозга и нервной трубкой; 4) нервной трубкой с невроцелем.

15. *Характерный признак позвоночных:*

1) отсутствие челюстей; 2) три отдела головного мозга; 3) органы дыхания — легочные мешки; 4) наличие дифференцированной нервной трубки.

16. *Общая черта организации бесчерепных и позвоночных:*

1) наличие целома; 2) стволовая нервная система; 3) сердце на спинной стороне; 4) хрящевой внутренний скелет.

17. *Ланцетник и беспозвоночные сходны:*

1) наличием хорды в эмбриогенезе; 2) наличием сердца в эмбриогенезе; 3) отсутствием радиальной симметрии; 4) развитием трех зародышевых листков.

18. *Правильным является суждение:*

1) виноградная улитка — гермафродит; 2) органы дыхания клещей — легочные мешки; 3) у жабы в гемальном канале лежат кровеносные сосуды; 4) у щуки сегментированы выделительная и половая системы.

19. *Правильным является суждение:*

1) левая дуга аорты у птиц несет артериальную кровь; 2) инстинкт — это совокупность условных рефлексов насекомых; 3) артериальный конус выносит венозную кровь из сердца жабы; 4) тазовый пояс ящерицы образован прокоракоидом, коракоидом и лобковыми костями.

20. *Неправильным является суждение:*

1) кистеперые — глубинные рыбы; 2) аутотомия характерна для ящериц; 3) развитие сверчков проходит с полным метаморфозом; 4) целомодукты рака соединяют целом с внешней средой.

21. *Правильным является суждение:*

1) африканские страусы — самые крупные птицы; 2) у костистых рыб нет

остатков хорды между позвонками; 3) у бычьего овода личинки окукливаются под кожей коров; 4) северный олень и лось — непарнокопытные животные.

22. *Поверхность тел позвонков у рыб:*

1) плоская; 2) двояковогнутая; 3) двояковыпуклая; 4) плоская с одной и выпуклая с другой стороны.

23. *Артериальная кровь у окуня течет в:*

1) предсердии; 2) кювьеровых протоках; 3) выносящих жаберных сосудах; 4) приносящих жаберных сосудах.

24. *У земноводных появились прогрессивные черты организации:*

1) сердце и один шейный позвонок; 2) один шейный позвонок и боковая линия; 3) боковая линия и два круга кровообращения; 4) два круга кровообращения и трехкамерное сердце.

25. *Лимфатические лакуны лягушек находятся:*

1) под кожей; 2) под диафрагмой; 3) в области плевры; 4) в области перикарда.

26. *Мочевина является конечным продуктом обмена у:*

1) акулы и лягушки; 2) лягушки и ящерицы; 3) ящерицы и страуса; 4) страуса и млекопитающих.

27. *Ароморфоз мышечной системы пресмыкающихся — это появление:*

1) межреберных мышц; 2) метамерии шейного отдела; 3) мышц-сгибателей и разгибателей; 4) дифференцированных мышц, конечностей.

28. *Ядовитые железы гадюки — это видоизмененные ... железы:*

1) кожные; 2) потовые; 3) слюнные; 4) глоточные.

29. *Общие признаки земноводных и пресмыкающихся — это наличие:*

1) туловищных почек; 2) двухкамерного сердца; 3) мочевого пузыря и ануса; 4) венозной, артериальной, смешанной крови в сердце.

30. *Рулевые перья птиц образуют плоскость:*

1) шеи; 2) крыла; 3) хвоста; 4) туловища.

31. *Скелет голубя облегчен за счет:*

1) подвижности мышц и крупных глазниц; 2) крупных глазниц и пневматических костей; 3) пневматических костей и объемной грудины; 4) объемной грудины и редких зубов.

32. *Ароморфозом для млекопитающих служит появление:*

1) диафрагмы; 2) четырехкамерного сердца; 3) пятипалого типа конечностей; 4) стремечка и молоточка во внутреннем ухе.

АНАТОМИЯ

1. *К соединительным тканям относят:*

1) эпидермис и ретикулярную; 2) ретикулярную и хрящевую; 3) хрящевую и эпителий; 4) эпителий и скелетную.

2. *Костеразрушающие клетки:*

1) остеоны; 2) остеоциты; 3) остеокласты; 4) остеобласты.

3. *Волосы у человека «встают дыбом» в результате:*

1) усиления функции сальных желез; 2) усиления функции потовых желез; 3) сокращения мышц, поднимающих волосы; 4) расслабления мышц, поднимающих волосы.

4. *Серое вещество мозга человека образовано:*

1) рецепторами и телами нейронов; 2) телами нейронов и дендритами; 3) дендритами и нейронами; 4) нейронами и аксонами.

5. *Смыкание век у человека во время сильных порывов ветра — это результат:*

1) безусловного рефлекса, требующего образования временных нервных связей; 2) безусловного рефлекса, осуществляющегося по готовым нервным связям; 3) условного рефлекса, требующего образования временных нервных связей; 4) условного рефлекса, осуществляющегося по готовым нервным связям.

6. *Лиса поймала зайца, услышав выстрел охотника, выпустила его и бросилась наутек. У лисы возникло торможение:*

1) условное; 2) безусловное; 3) запредельное; 4) индивидуальное.

7. *Хрусталик глаза выполняет функцию:*

1) защитную; 2) рецепторную; 3) преломляет лучи; 4) определяет цвет глаза.

8. *Слуховой анализатор — это:*

1) ушная раковина; 2) ушная раковина и слуховой нерв; 3) слуховой нерв и корковый центр височной доли; 4) корковый центр височной доли и три слуховые косточки.

9. *У человека вкусовые сосочки, расположенные по краю языка, чувствительны к:*

1) кислому; 2) сладкому; 3) соленому; 4) горькому.

10. *Путь поступления гормонов из клеток щитовидной железы:*

1) непосредственно в кровь; 2) в лимфу и далее в кровь; 3) в тканевую жидкость и далее в кровь; 4) в тканевую жидкость и далее в лимфу.

11. *Сахарный диабет у детей развивается при:*

1) гипофункции щитовидной железы; 2) гиперфункции щитовидной железы; 3) гипофункции поджелудочной железы; 4) гиперфункции поджелудочной железы.

12. *За счет надкостницы кость:*

1) растет в длину и ширину; 2) растет в ширину и питается; 3) питается и растет в длину; 4) растет в длину и имеет эластичность.

13. *Грудная клетка человека по форме:*

1) не меняется всю жизнь; 2) у спортсменов сжата с боков и вытянута книзу; 3) у спортсменов сжата спереди назад и приближена к позвоночнику; 4) одинакова у спортсменов и нетренированных людей.

14. *Фибрин — это:*

1) пигмент в эритроцитах; 2) растворимый белок крови; 3) нерастворимый белок крови; 4) фермент поджелудочной железы.

15. *В пробирку с 0,9%-м раствором поваренной соли добавили немного крови. Через несколько минут цвет жидкости в пробирке:*

1) не изменится; 2) станет алым; 3) в верхней части станет прозрачным, в нижней — красным; 4) в верхней части станет красным, в нижней — прозрачным.

16. *Совместимость групп крови при переливании возможна, если донор:*

1) второй группы, реципиент — первой; 2) третьей группы, реципиент — четвертой; 3) четвертой группы, реципиент — третьей; 4) четвертой группы, реципиент — первой.

17. *Двухстворчатый клапан в сердце человека находится между:*

1) правыми предсердием и желудочком; 2) правым желудочком и легочным стволом; 3) левыми предсердием и желудочком; 4) левым желудочком и дугой аорты.

18. *У человека от сердца по большому кругу кровообращения кровь движется по:*

1) легочной вене; 2) легочной артерии; 3) левой дуге аорты; 4) правой дуге аорты.

19. *Курение приводит к:*

1) сужению просвета артерий; 2) восстановлению клеток эндотелия; 3) восстановлению мембран мышечных клеток; 4) увеличению скорости диффузии 0_2 в альвеолах.

20. *Окончательное формирование звуков в процессе пения или разговора у человека происходит благодаря:*

1) сокращению голосовых связок; 2) расслаблению голосовых связок; 3) колебаниям голосовых связок под действием выдыхаемого воздуха; 4) изменению положения языка, нижней челюсти и мягкого нёба.

21. *В спокойном состоянии человек делает вдох за счет:*

1) сокращения мышц диафрагмы; 2) расслабления межреберных мышц; 3) опускания ребер под собственной тяжестью; 4) расслабления мышц диафрагмы.

22. *Правильным является суждение:*

1) жизненная емкость легких человека — это объем вдыхаемого воздуха после глубокого выдоха; 2) азот составляет основную часть атмосферного воздуха; 3) при кессонной болезни пузырьки кислорода закупоривают мелкие кровеносные сосуды; 4) страх, гнев и сильные эмоции сопровождаются замедлением дыхательных процессов.

23. *Чем длиннее голосовые связки у человека, тем:*

1) хуже дикция; 2) лучше дикция; 3) ниже тон голоса; 4) выше тон голоса.

24. *И. П. Павлов для изучения функций пищеварительной системы разработал методы:*

1) рентгенографии и зондирования; 2) зондирования и эндоскопии; 3) эндоскопии и наложения фистулы; 4) наложения фистулы и изучения состава пищеварительных соков.

25. *Под эмалью зуба лежит:*

1) хрящ; 2) кость; 3) дентин; 4) пульпа.

26. *Общий желчный проток человека открывается в:*

1) печень; 2) желудок; 3) подвздошную кишку; 4) двенадцатиперстную кишку.

27. *Неправильным является суждение, что у человека:*

1) поджелудочный сок имеет слабощелочную реакцию; 2) желчь содержит ферменты, расщепляющие жиры; 3) молочные зубы заменяются на постоянные к 10—12 годам; 4) основную массу зуба составляет дентин.

28. *Первые признаки гиповитаминоза С:*

1) ломкость костей и ухудшение зрения; 2) ухудшение зрения и снижение иммунитета; 3) снижение иммунитета и кровоточивость десен; 4) кровоточивость десен и гемофилия.

29. *Неправильным является суждение:*

1) моча образуется из плазмы крови; 2) в каждой почке у человека 1 млн почечных канальцев; 3) мочеточник открывается в мочеиспускательный канал; 4) почечная лоханка собирает вторичную мочу.

30. *У человека процесс мочеиспускания находится под контролем мозга:*

1) конечного; 2) среднего; 3) продолговатого; 4) промежуточного.

ОТВЕТЫ

Общая биология

А. Цитология
А 1. 2; **А 2.** 1 ; **А 3.** 4; **А 4.** 2; **А 5.** 1; **А 6.** 3; **А 7.** 4; **А 8.** 3; **А 9.** 2; **А 10.** 4.

В. Генетика
В 1. 4; **В 2.** 1; **В 3.** 4; **В 4.** 3 ; **В 5.** 3; **В 6.** 3; **В 7.** 4; **В 8.** 2; **В 9.** 5; **В 10.** 3; **В 11.** 5.

Г. Эволюционное учение
Г 1. 4; **Г 2.** 2; **Г 3.** 4; **Г 4.** 3; **Г 5.** 1; **Г 6.** 4; **Г 7.** 2; **Г 8.** 3; **Г 9.** 4; **Г 10.** 3; **Г 11.** 3.

Д. Антропогенез
Д 1. 1; **Д 2.** 2; **Д 3.** 1; **Д 4.** 4; **Д 5.** 2; **Д 6.** 1; **Д 7.** 2; **Д 8.** 4; **Д 9.** 1.

Ж. Экология
Ж 1. 4; **Ж 2.** 3; **Ж 3.** 2; **Ж 4.** 1; **Ж 5.** 3; **Ж 6.** 3; **Ж 7.** 4; **Ж 8.** 1; **Ж 9.** 2; **Ж 10.** 2.

Ботаника

1. 3; **2.** 2; **3.** 1; **4.** 2; **5.** 2; **6.** 2; **7.** 2; **8.** 2; **9.** 3; **10.** 1; **11.** 2; **12.** 3; **13.** 2; **14** . 2; **15.** 1; **16.** 3; **17.** 3; **18.** 3; **19.** 3; **20.** 2; **21.** 3; **22.** 4; **23.** 2; **24.** 1; **25.** 3; **26.** 3; **27.** 3; **28.** 3; **29.** 4; **30.** 2.

Зоология

1. 4; **2.** 1; **3.** 2; **4.** 4; **5.** 3; **6.** 4; **7.** 2; **8.** 4; **9.** 3; **10.** 2; **11.** 3; **12.** 2; **13.** 3; **14.** 4; **15.** 4; **16.** 1; **17.** 4; **18.** 1; **19.** 3; **20.** 3; **21.** 1; **22.** 2; **23.** 3; **24.** 4; **25.** 1; **26.** 1; **27.** 1; **28.** 3; **29.** 4; **30.** 3; **31.** 2; **32.** 1.

Анатомия

1. 2; **2.** 3; **3.** 3; **4.** 2; **5.** 2; **6.** 2; **7.** 3; **8.** 3; **9.** 1; **10.** 1; **11.** 3; **12.** 2; **13.** 3; **14.** 2; **15.** 1; **16.** 2; **17.** 3; **18.** 3; **19.** 1; **20.** 4; **21.** 1; **22.** 2; **23.** 3; **24.** 4; **25.** 3; **26.** 4; **27.** 2; **28.** 3; **29.** 3; **30.** 1.